

UNIVERSITE DE LA REUNION
Faculté des Sciences et Technologies

THESE

Présentée pour l'obtention du grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LA REUNION

Discipline : Biologie Animale et Ecologie
Ecole Doctorale Interdisciplinaire

Laboratoire : UMR 53, Peuplement des Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical

**Caractérisation de l'invasion d'*Aedes albopictus*
en présence d'*Aedes aegypti*
à la Réunion et à Mayotte**

par

BAGNY Leïla

soutenue le 14 Décembre 2009 devant le jury composé de :

STRASBERG Dominique	Professeur, Université de la Réunion	Président
HANCE Thierry	Professeur, Université de Louvain, Belgique	Rapporteur
ORIVEL Jérôme	Chargé de Recherche-HDR, CNRS, Toulouse	Rapporteur
DAVID Patrice	Directeur de Recherche, CNRS, Montpellier	Examineur
QUILICI Serge	Directeur de Recherche, CIRAD, Réunion	Directeur de thèse
FONTENILLE Didier	Directeur de Recherche, IRD, Montpellier	Co-Directeur

Résumé

Les invasions biologiques sont un problème majeur en écologie mais aussi en santé publique notamment lorsqu'ils impliquent des insectes vecteurs de maladies humaines. L'émergence actuelle des arboviroses dans le monde est en partie liée à l'expansion de plusieurs espèces de moustiques vecteurs dont l'introduction est favorisée par les pratiques humaines.

Centrée sur l'invasion d'une espèce exotique (*Ae. albopictus*) en présence d'une espèce résidente (*Ae. aegypti*) à Mayotte et à l'île de la Réunion, cette thèse a pour but de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans ces invasions en abordant conjointement l'étude du potentiel invasif de l'espèce (stratégies de vie, aptitude à la compétition) et celle de la réceptivité du milieu envahi.

L'étude de la dynamique des populations des deux espèces à Mayotte révèle une expansion très rapide de l'espèce invasive principalement dans les habitats urbains. Les caractéristiques de la morphologie urbaine montrent une bonne adéquation entre l'abondance relative de l'espèce invasive et la densité des populations humaines. Sur cette île en cours d'urbanisation, les perturbations du milieu ont créé des niches écologiques particulières favorables à l'installation de cette espèce.

Aedes albopictus démontre en outre une meilleure tolérance à diverses conditions climatiques par rapport à *Ae. aegypti*. Ce moustique invasif optimise à la fois les traits de vie de type r (forte fécondité, petite taille des œufs) et de type K (longévité plus élevée des adultes, longue durée de développement larvaire). Le taux intrinsèque d'accroissement de la population reste positif chez *Ae. albopictus*, et toujours supérieur à celui d'*Ae. aegypti*, quelles que soient les conditions d'accès à la ressource et l'intensité de la compétition (intraspécifique et interspécifique) aux stades larvaires. Une telle stratégie de vie caractéristique d'une espèce bonne compétitrice a probablement favorisé au niveau mondial l'expansion d'*Ae. albopictus* dans des habitats déjà colonisés. A l'île de La Réunion, cette capacité invasive, couplée à la faible résistance biotique du milieu, a dû fortement concourir à l'expansion de cette espèce.

L'étude du comportement de ponte des femelles d'*Ae. albopictus* montre leur réceptivité à de nombreux stimuli visuels et olfactifs émis par les sites d'oviposition, ainsi qu'une aptitude au fractionnement des pontes entre différents sites ce qui favorise la dispersion des stades immatures sur le terrain.

Notre approche, basée sur l'interaction entre la capacité invasive de l'espèce et la réceptivité des milieux qu'elle colonise, complète nos connaissances sur ce type d'invasion biologique et devrait contribuer au développement d'une gestion plus efficace des risques sanitaires et épidémiologiques qui lui sont liés.

Mots clés : invasion biologique, *Aedes*, potentiel invasif, réceptivité du milieu

Abstract

Biological invasions are a major threat in both ecology and public health, in particular when insect vectors of human diseases are involved. The present global increase in emerging infectious diseases such as arboviruses is partly linked to the expansion of several mosquitoes species, whose introduction are mediated by humans.

This phd thesis is focused on the invasion of Mayotte and Reunion by an exotic species (*Ae. albopictus*) in presence of a resident species (*Ae. aegypti*), with the aim of better understanding the mechanisms involved in invasions. The study includes both invasiveness (life history strategies, competitive ability) and the invasibility of environments.

Study of the population dynamics of both species on Mayotte revealed a very fast expansion of the invasive species, principally in urban habitats. In such habitats the relative abundance of the invasive species corresponds closely to the human population density. On this island, by means of urbanization, environmental disturbances have created particular ecological niches favorable to the establishment of this exotic species.

Aedes albopictus also presents a better tolerance of a wide range of climatic conditions than *Ae. aegypti*. This invasive mosquito optimizes both r-selected traits (high fecundity and small eggs size) and K-selected traits (higher adult longevity and longer developmental time of immature stages). The intrinsic rate of increase of the population remains positive for *Ae. albopictus* and is always greater than that for *Ae. aegypti*, whatever the per capita rate of resources and the intensity of competition (intraspecific and interspecific) at larval stages. Such a life history strategy, characteristic of a good competitive species, has probably favored the worldwide expansion of *Ae. albopictus* in already occupied habitats.

The study of oviposition behaviour of *Ae. albopictus* females outlines their receptivity to several visual and olfactory stimuli emanating from oviposition sites and the ability to skip oviposition in different sites favoring dispersion of immature stages in the field.

The study provides insights into the importance of the interaction between species invasiveness and community invasibility and contributes to our knowledge of the ecology of invasions, in addition to supplying some clues for management efficiency.

Key words : invasion ecology, *Aedes*, invasiveness, invasibility

Remerciements

Je tenais tout d'abord à remercier Hélène Delatte qui ne figure pas officiellement parmi mes encadrants mais qui a occupé une place prépondérante durant mes trois années de thèse. Tu as toujours été présente et n'a jamais compté ton temps lorsqu'il s'agissait de discuter boulot. Tu m'as appris à croire en ce que je faisais et qu'à force de travail on arrivait à bout de tout. Tu m'as guidée à chaque nouvelle étape que je franchissais rendant les choses plus faciles à réaliser. Tu as su me tempérer quand cela était nécessaire et au contraire me soutenir quand il le fallait. Merci encore pour ta présence et ton soutien durant ces trois années ! Je te souhaite beaucoup de bonheur dans ta nouvelle aventure.

Je remercie également Serge Quilici, mon directeur de thèse qui a accepté de m'encadrer depuis mon Master 2. Ton sens du détail et tes commentaires toujours à propos lors des phases de relecture ont été d'une aide considérable. Merci aussi pour m'avoir fait confiance dès le début et pour m'avoir soutenue dans mes prises d'initiative.

Merci aussi à Didier Fontenille mon co-directeur de thèse qui est à la base de ce projet et qui a su insuffler une vraie dynamique moustique à la Réunion, rendant cette thèse d'autant plus intéressante. Je tenais aussi à te remercier pour la confiance que tu m'as accordée malgré la distance qui n'a pas facilité nos relations.

Je remercie aussi Thierry Hance et Jérôme Orivel, les deux rapporteurs de ma thèse, pour l'intérêt porté à mon travail et pour avoir accepté de le juger. Merci aussi à Dominique Strasberg d'avoir accepté de présider mon jury de thèse malgré un emploi du temps bien rempli. Enfin un grand merci à Patrice David, pour s'être investi dans ma thèse en participant aux différents comités de thèse et en m'accordant du temps même pendant tes vacances. Merci pour les remarques toujours très intéressantes.

Je voulais également remercier la Région Réunion qui a financé cette thèse et surtout l'UMR PVBMT pour m'avoir permis de la réaliser. Je remercie aussi particulièrement le Pôle de Protection des Plantes et son directeur Bernard Reynaud, pour m'avoir accueillie et permis de travailler dans des conditions idéales.

Je remercie aussi la DDASS de Mayotte pour le financement de mes missions et l'aide logistique apportée. Je tenais aussi à remercier toutes les personnes qui m'ont aidé sur le terrain, en particulier la Dream Team mahoraise Michel Malivert, Miki, Ela, Assani et Ismaël pour m'avoir introduite dans la société mahoraise et pour leur aide considérable sur le terrain ainsi que pour les moments de détente passés lors de mes missions.

A la Réunion je remercie Jean-Sébastien Dehecq ainsi qu'Abdul et Samuel pour m'avoir aidée et aiguillée lors des prospections initiales de terrain pour la recherche de ce fameux *Ae. aegypti*. Je

remercie aussi les adjoints sanitaires des Secteurs Sud et Ouest qui m'ont accompagnée en ravin lors des prospections de terrain et qui ont toujours été de bons conseils. Globalement je remercie le Service de Lutte Anti Vectorielle pour m'avoir fourni des renseignements très importants pour la recherche d'*Ae. aegypti*.

Merci à Fred Chiroleu pour son soutien en statistique et en R et pour tous ces moments de franche rigolade en congrès ou au 3P.

Je tenais aussi à remercier mes trois stagiaires, Anaïs, Marie et Stéphane pour leur aide précieuse durant ma thèse. Un merci particulier à Stéphane qui a été plus qu'un stagiaire étant donné qu'il m'a initié à la géographie humaine et qu'il a permis de révéler cette « fibre » qui sommeillait en moi ! J'ai rencontré une sacrée personnalité qui m'aura appris qu'il est toujours possible de changer de vie, n'est ce pas ?

D'un point de vue plus personnel, je tenais aussi à remercier toute l'équipe entomo du 3P (Cédric, Jim, Serge, Richard...), les VCAT et thésards pour la bonne ambiance générale qu'ils mettent au sein de cette structure. Merci à Nico, entomo dans l'âme et heureux papa, toujours présent sous l'escalier, pour ces moments de détente lors des pause café ! Merci aussi à Anthony pour les analyses interminables de génétique des populations sur les moustiques et pour la bonne humeur générale qu'il apporte ! Bon vent à tous les deux !

Aussi un grand merci à Mag, coloc' de bureau que je ne changerai pour rien au monde. Nos caractères insatisfaits, angoissés et râleurs se sont avérés très compatibles ! Nos conversations de bureau à toujours refaire le monde et notre vision assez similaire de la recherche ont été un vrai réconfort notamment en cette période de fin de thèse.

Je souhaite également faire un clin d'œil particulier à Micheline, Antoine et Lulu, les « piliers du 3P » pour ces super moments de détente tout au long de ces trois années. Ce fut une très belle rencontre et je vous remercie pour votre soutien incessant et pour votre joie de vivre.

Enfin un grand merci à mes parents sans qui tout cela n'aurait pas été possible. La confiance accordée depuis mon plus jeune âge m'a permis de croire en moi et de persévérer dans mes choix. Vous, mes sœurs et mon beauf' avez été un vrai soutien tout au long de mes études. Tous les moments passés avec vous et avec mes deux rayons de soleil, Manon et Cyriel, ont été une vraie bouffée d'oxygène.

Enfin, merci à toi Fabien pour ta présence, ton soutien, ta patience et ta disponibilité depuis toutes ces années. Tu m'as solidement accompagnée, aidée, guidée et inspirée tout au long de ma thèse. C'est plus qu'un plaisir de vivre à tes côtés alors merci pour tous ces moments de vie passés, présents et futurs...

Avant propos

Ma thèse a débuté à la suite de l'épidémie de Chikungunya qui a sévèrement touché en 2006 les îles du Sud Ouest de l'Océan Indien et plus largement le sous continent Indien. Ces épidémies ont mis en évidence la méconnaissance des vecteurs impliqués dans la transmission d'arboviroses dans cette zone géographique. Dans le contexte mondial de l'augmentation des échanges commerciaux et humains, la distribution géographique des populations de moustiques et des maladies qu'ils transmettent est en pleine mutation dans la plupart des régions du monde.

Dans ce travail de thèse, nous nous sommes proposés d'étudier un phénomène d'invasion biologique favorisé par les pratiques humaines, dans le but de mieux comprendre les processus écologiques impliqués. Nous souhaitons également améliorer les connaissances sur la bio-écologie des vecteurs d'arboviroses afin de mieux anticiper l'évolution future de telles épidémies dans la région du Sud Ouest de l'Océan Indien. Ce sujet de thèse s'inscrit donc dans 2 domaines d'étude : les invasions biologiques et les problèmes de santé publique qui peuvent leur être associés.

Tout en se focalisant sur les questions d'écologie, il convenait de ne pas ignorer l'importance médicale des modèles étudiés. Dans l'introduction qui suit, je présenterai l'ensemble des notions écologiques, biologiques et épidémiologiques nécessaires pour comprendre le cheminement suivi au cours de ce travail. Je décrirai également les sites d'études afin de mieux dessiner le contexte dans lequel cette thèse a été effectuée.

Sommaire

Résumé.....	2
Abstract	3
Remerciements.....	4
Avant propos	6
Liste des annexes.....	11

Introduction	12
---------------------------	-----------

I. Problématique	13
-------------------------------	-----------

I.1. Les processus d'invasion biologique	14
I.2. Compétition interspécifique et invasions biologiques	16
I.3. Objectifs.....	18

II. Les modèles biologiques : <i>Ae. albopictus</i> et <i>Ae. aegypti</i>	20
--	-----------

II.1. Taxonomie.....	20
II.2. Cycle de développement	22
II.2.1. Le stade œuf.....	23
II.2.2. Le stade larvaire.....	24
II.2.3. Le stade nymphal.....	25
II.2.4. Le stade adulte	25
II.3. Habitats et distribution	27
II.3.1. <i>Aedes albopictus</i>	27
II.3.2. <i>Aedes aegypti</i>	30
II.4. Compétence vectorielle pour les arbovirus	31
II.4.1. La Dengue.....	33
II.4.2. Le Chikungunya	33
II.5. Situation dans les îles de l'Océan Indien	35

II.5.1. Distribution des deux espèces.....	35
II.5.2. Phylogéographie.....	37
II.5.3. Epidémiologie des arboviroses.....	39
III. Les sites d'étude	42
III.1. La Réunion.....	42
III.1.1. Situation géographique et climatique.....	42
III.1.2. Les moustiques de la Réunion.....	43
III.2. Mayotte.....	50
III.2.1. Situation géographique et climatique.....	50
III.2.2. Les moustiques de Mayotte.....	52
 Chapitre I : Dynamique des populations d'<i>Ae. albopictus</i> à Mayotte.....	54
I.1. Dynamique des populations larvaires d'<i>Ae. albopictus</i> et d'<i>Ae. aegypti</i> à Mayotte.....	58
I.2. Analyse spatiale de l'abondance d'<i>Ae. albopictus</i> et <i>Ae. aegypti</i> à Mayotte	69
I.2.1. Contexte.....	69
I.2.1.1. Le contexte culturel et démographique mahorais	70
I.2.1.2. L'écologie du paysage	71
I.2.2. Démarche.....	73
I.2.2.1. Le site d'étude.....	73
I.2.2.2. Origine des données.....	74
I.2.2.3. Pré traitement des données.....	75
I.2.2.4. Analyse des données.....	77
I.2.3. Résultats.....	80
I.2.3.1. Analyse des données à l'échelle d'un carreau	80
I.2.3.2. Analyse des données à l'échelle des polygones.....	81
I.2.4. Discussion.....	83

I.2.4.1. Résultats entomologiques	83
I.2.4.2. Spécificité du paysage de Mayotte	85
I.2.4.3. Critique de la méthode	86
I.2.5. Conclusion	87
I.2.6. Références bibliographiques.....	88

Chapitre II : Stratégies de vie d'*Ae. albopictus* 91

II.1. Traits d'histoire de vie d'*Ae.albopictus* et *Ae.aegypti* à la Réunion95

Abstract	96
Introduction.....	97
Materials and methods	100
Results.....	103
Discussion	107
References cited.....	113

II.2. Compétition larvaire entre *Ae. albopictus* et *Ae. aegypti* à la Réunion.....117

Abstract	118
Introduction.....	119
Materials and methods	123
Results.....	127
Discussion	134
References cited.....	138

Chapitre III: Comportement de ponte d'*Ae. albopictus* 143

III.1 Caractéristiques physico- chimiques des eaux de développement des gîtes larvaires naturels d'*Ae. albopictus* et d'*Ae. aegypti* des ravines de la Réunion146

Introduction.....	146
Matériel et méthode	148

Résultats.....	149
Discussion	152
Références bibliographiques.....	154
III.2. Comportement de pré oviposition d'<i>Ae. albopictus</i>.....	156
Introduction.....	156
Matériel et méthode	160
Matériel utilisé.....	160
Méthode.....	160
Discussion	167
Discussion générale.....	176
I. Historique de l'invasion d'<i>Ae. albopictus</i>.....	177
II. Capacité invasive d'<i>Ae. albopictus</i>.....	178
II.1. Plasticité phénotypique	178
II.2. Espèce généraliste vs espèce plus spécialisée	180
II.3. Compétition.....	182
III. Réceptivité du milieu face à l'invasion	183
IV. Conclusion	185
V. Perspectives.....	186
Bibliographie.....	188
Listes de travaux réalisés	198
Publications	198
Participation à Congrès	199
Annexe 1	200
Annexe 2	206

Liste des annexes

Annexe 1. Bagny, L., H. Delatte, S. Quilici, and D. Fontenille. 2009c. Progressive decrease in *Aedes aegypti* distribution in Reunion Island since the 1900's. Journal of Medical Entomology. **46** : 1541-1545.

Annexe 2. Bagny, L., M. Freulon, and H. Delatte. 2009b. First description of *Aedes albopictus*, vector of arboviruses in the Eparses Islands of the Mozambique channel and an update of the inventory of culicidae. Bulletin de la Pathologie Exotique **102**:192-198.

Introduction

I. Problématique

Les invasions biologiques constituent un problème d'importance croissante depuis plusieurs décennies. Leur nombre ne cesse d'augmenter causant de plus en plus d'impacts directs ou indirects sur les écosystèmes envahis (Lockwood et al. 2008). Aux Etats-Unis, l'estimation du coût économique lié aux espèces invasives s'élève à environ 137 milliards de dollars par an (Pimentel et al. 2000). Cette estimation inclut les pertes et dommages de biens et de services dus aux espèces invasives mais aussi les coûts liés à la lutte contre ces espèces (Pimentel et al. 2000). D'un point de vue écologique il existe aussi des approches permettant d'estimer l'impact d'une espèce invasive. L'une d'elles tient compte de l'abondance de l'espèce invasive ainsi que de sa structure « sociale » et comportementale par rapport à celle de la communauté résidente pour évaluer le degré d'impact de cette invasion (Ricciardi 2003). Dans les écosystèmes insulaires, les invasions biologiques seraient le premier facteur conduisant au déclin des populations et parfois à l'extinction d'espèces indigènes (Reaser et al. 2007). Ces impacts écologiques considérables concernent les pays développés ou en développement (Reaser et al. 2007). Par contre, les impacts socio économiques varient en fonction des pays, notamment en matière de santé humaine. Face à la complexité de l'impact des espèces invasives, la vigilance est de rigueur et la prédiction des risques d'invasions biologiques, qui passe nécessairement par une bonne connaissance des systèmes envahis et des taxons concernés, est devenu un enjeu majeur (Carlton 1996, Williamson and Fitter 1996, Kolar and Lodge 2001, Lockwood et al. 2008).

Nous préciserons tout d'abord quelques termes employés dans ce manuscrit. Le terme « espèce invasive » a été pris dans un sens large et fait référence à une espèce non-indigène (ou espèce exotique) qui s'étend à partir d'un point d'introduction situé en dehors de son aire de répartition et qui devient abondante (Kolar and Lodge 2001). Par opposition nous emploierons souvent le terme d'« espèce résidente » pour caractériser une espèce déjà présente sur le territoire avant l'arrivée de l'espèce invasive mais le terme résident ne fait pas ici référence à un statut endémique ou indigène. L'« invasion » fait référence à un processus au cours duquel plusieurs stades se succèdent, chaque stade constituant une barrière que doit franchir l'espèce pour accéder au stade suivant. L'invasion est achevée lorsque les 4 stades : introduction, établissement, expansion et impact sur le milieu envahi sont accomplis (Lockwood et al. 2008).

Souvent les études sur les invasions biologiques s'intéressent au processus global mais ne s'attardent pas sur les caractéristiques intervenant à chaque stade du processus d'invasion malgré leur implication dans ce phénomène (Lockwood et al. 2008). Au cours de ce travail de thèse nous avons essayé de contourner ce problème en adoptant une approche transversale nous permettant à la fois d'étudier les caractéristiques de l'espèce exotique et ses interactions avec les composantes biotiques et abiotiques de l'environnement. Nous nous sommes intéressés aux caractéristiques environnementales du site d'invasion, aux stratégies de vie de l'espèce qui lui permettraient de mieux s'implanter, aux interactions biotiques avec les espèces résidentes ainsi qu'à d'autres paramètres comportementaux pouvant influencer sa distribution sur le terrain. Pour étudier le processus d'invasion, nous avons choisi comme modèle d'étude un couple d'espèces de la famille des Culicidae, *Aedes aegypti* (Linné 1862) et *Aedes albopictus* (Skuse 1894). Ce couple d'espèces de moustiques est d'importance en écologie car *Ae. albopictus* est rangé parmi les 100 espèces les plus invasives au monde (UICN 2006) et l'on connaît plusieurs cas d'invasion par cette espèce dans diverses régions abritant déjà *Ae. aegypti* (Lounibos 2002). Ce couple a en outre une grande importance en santé publique car ce sont des vecteurs connus, impliqués dans la transmission de plusieurs maladies humaines (Christophers 1960, Gratz 1999). Deux cas d'étude nous ont permis d'appréhender les phénomènes impliqués dans l'invasion : un cas d'invasion récent probablement encore en cours et un cas d'invasion beaucoup plus ancien où la situation semble s'être stabilisée.

I.1. Les processus d'invasion biologique

Les stades successifs d'une invasion biologique sont donc l'introduction, l'établissement, l'expansion et l'impact sur l'écosystème envahi. Nous examinerons successivement ces différentes étapes afin de mieux comprendre le déroulement du processus.

Le transport des espèces peut être assuré par des phénomènes naturels comme le vol actif des individus, l'anémochorie (vents), la zoochorie (animaux), l'hydrochorie (courants marins). Toutefois les cas d'invasions biologiques où le transport et l'introduction sont assurés par l'Homme se sont avérés plus rapides, plus dynamiques et couvrant généralement des étendues géographiques encore plus grandes (Lockwood et al. 2008). L'Homme a ainsi souvent introduit des espèces volontairement à des fins alimentaires (animaux de rente ou de trait, fruits, légumes...) (Reichard and White 2001) ou de loisirs (chasse, pêche, plantes ornementales) (Lockwood 1999). Mais beaucoup d'introductions se font de manière accidentelle et sont une conséquence indirecte des

activités humaines comme par exemple le transport permanent partout autour du monde de milliers d'espèces marines via les ballasts des cargos dont le contenu est relâché à l'arrivée (Carlton and Geller 1993). Il existe donc de nombreux moyens pour une espèce d'être transportée loin de son aire d'origine dans un nouvel écosystème.

Une fois l'espèce introduite, elle doit être capable de s'établir et de se répandre. Ces étapes sont à la fois conditionnées par les caractéristiques du milieu et celles de l'espèce (Lockwood et al. 2008). L'espèce ne peut coloniser qu'une niche écologique favorable à son développement ; si la zone introduite présente des caractéristiques abiotiques différentes de sa zone d'origine, elle doit faire preuve d'une plasticité écologique lui permettant de s'adapter à son nouvel environnement. Le milieu colonisé peut quant à lui être plus ou moins réceptif à la présence de l'espèce exotique. Il est admis que les milieux perturbés facilitent les invasions. Les perturbations, comme les feux, la déprise agricole, la déforestation ou l'urbanisation (McKinney 2006) peuvent entraîner des modifications de l'habitat et de la disponibilité des ressources et créer ainsi une ouverture (« fenêtre ») qu'une espèce invasive douée de certaines caractéristiques peut occuper (Johnstone 1986). Plus globalement, les perturbations écologiques du milieu sont des événements discrets dans le temps qui perturbent la structure des écosystèmes, des communautés ou des populations et modifient les ressources, la disponibilité des substrats ou l'environnement physique (Lockwood et al. 2008). Ainsi, la déforestation peut créer des micro-sites de colonisation favorables à l'établissement d'espèces pionnières dont les caractéristiques biologiques leur permettent de se développer rapidement (Rejmanek and Richardson 1996). En effet, dans ces habitats non occupés, la probabilité d'installation d'une espèce est liée à un fort taux intrinsèque d'accroissement de la population qui favorise une colonisation rapide (Crawley 1986). Certains traits d'histoire de vie qui relèvent de la « stratégie r » sont ainsi liés à un fort taux intrinsèque d'accroissement naturel : un développement pré-imaginal rapide, une reproduction précoce, ou encore une petite taille des individus associée à une faible longévité des adultes (Pianka 1970). Une telle stratégie de vie est avantageuse dans des environnements non compétitifs, comme ceux créés par les perturbations écologiques. Ces environnements ont généralement une moins grande richesse spécifique ce qui diminue la résistance biotique du milieu (Simberloff and Von Holle 1999). La résistance biotique fait référence au complexe de prédateurs, parasitoïdes, pathogènes et compétiteurs présent dans la communauté native qui peut freiner l'expansion du nouvel arrivant et limiter l'invasion (Crawley 1986, Levine et al. 2004). Par exemple, dans différentes îles, des populations introduites d'araignées n'augmentent jamais au-delà de leur taille initiale du fait de la présence de lézards prédateurs qui

réduisent leur survie à court terme et non du fait de l'hétérogénéité des îles (Schoener and Spiller 1995). Toutefois, les mêmes mécanismes décrits ci-dessus comme susceptibles de limiter l'expansion de l'espèce peuvent dans d'autres conditions la faciliter, lorsque les effets sur les populations locales sont plus drastiques que sur les populations introduites (Bulleri et al 2008). Dans la suite du manuscrit nous nous intéresserons à ces mécanismes facilitateurs. La présence de certains parasitoïdes dans la communauté résidente peut avoir un effet moins négatif sur les populations introduites que sur les populations natives (Settle and Wilson 1990). Ainsi, *Angarus epos* (Hymenoptera : Mymaridae), un parasitoïde affectant les cicadelles de la vigne, présente un plus fort taux de parasitisme sur une espèce native *Erythroneura elegantula* (Homoptera : Cicadellidae) que sur l'espèce exotique (*E. variabilis*) accidentellement introduite en Californie où elle cause des dégâts considérables. Cette compétition apparente modifierait l'avantage compétitif de l'espèce résidente et aurait facilité l'invasion d'*E. variabilis* dans cette région (Settle and Wilson 1990).

Le quatrième stade de l'invasion biologique concerne l'impact de cette espèce sur son écosystème. Celui-ci peut se traduire à différents niveaux, écologique ou économique comme cité précédemment, mais également épidémiologique si les espèces impliquées sont d'importance en santé publique (Reaser et al. 2007) comme dans notre cas d'étude.

I.2. Compétition interspécifique et invasions biologiques

Les premières études visant à comprendre les facteurs favorisant une invasion biologique se sont surtout intéressées aux traits potentiels susceptibles de caractériser une espèce invasive ou aux caractéristiques de l'écosystème envahi. Par la suite il est apparu évident que pour étudier une invasion biologique il fallait à la fois tenir compte de ces deux aspects, le succès de l'invasion reposant en grande partie sur des interactions qu'elles soient de nature trophique, compétitive ou mutualiste (Lodge 1993). Dans le cadre de cette thèse, nous ne développerons que les interactions compétitives entre l'espèce invasive et l'espèce résidente car il nous a fallu faire des choix, chacune des autres interactions pouvant faire l'objet d'une thèse à part entière. La compétition interspécifique est largement répandue chez les insectes (Denno et al. 1995, Stewart 1996, Reitz and Trumble 2002). Elle intervient en général entre des espèces très proches et lors d'évènements

d'invasion ; elle se traduit par le déplacement d'une espèce native par une espèce exotique dans 33% des cas recensés (Reitz and Trumble 2002). Elle est définie comme une réduction de la fécondité individuelle, de la survie ou de la croissance résultant de l'exploitation commune des ressources ou de l'interférence avec des individus d'une autre espèce (Begon et al. 2006). On distingue deux types de compétition :

- i) la compétition par exploitation, dans laquelle la disponibilité de la ressource est en jeu et le comportement des espèces n'intervient pas: une ressource déjà exploitée n'est plus disponible pour les autres espèces (Pianka 1976, Begon et al. 2006).
- ii) la compétition par interférence, qui est directement liée au comportement des individus d'une espèce qui peuvent être capables de priver l'autre espèce d'accès à la ressource ou aux sites de ponte ou d'accouplement. Ce mode de compétition peut avoir lieu même lorsque la quantité de nourriture est suffisante.

La compétition interspécifique intervient lorsque les espèces impliquées ont une niche fondamentale très similaire. La niche fondamentale est l'ensemble des composants et des conditions environnementales (biotiques et abiotiques) nécessaires à l'existence d'un organisme (Debach 1966). Le chevauchement des niches fondamentales se produit surtout pour les membres d'une même famille ou d'une guilda qui entrent en contact lors de l'invasion d'une nouvelle zone. Dans ce cas, l'interaction compétitive peut conduire à deux conséquences : soit à un déplacement écologique dans lequel une ou les deux espèces déplacent ou réduisent leur niche jusqu'à aboutir à une coexistence stable, soit à l'exclusion d'une des deux espèces (Debach 1966, Schoener 1974, Connell 1980). L'aptitude à la compétition est ainsi un trait qui peut favoriser l'expansion d'une espèce exotique. Cette aptitude est caractérisée par des traits plus liés à une stratégie de type K, qui sont typiques des espèces mieux adaptées aux habitats saturés (Mac Arthur and Wilson 1967).

Ces espèces ont une fécondité plus faible que les espèces r mais une durée de vie plus longue, une maturité sexuelle plus tardive, des individus de plus grande taille et une plus faible mobilité (Pianka 1970). Toutefois toutes les espèces ne sont pas forcément de type r ou K, qui constituent des cas extrêmes, mais elles oscillent entre une bonne aptitude à la colonisation ou à la compétition en fonction du contexte. Ainsi dans un habitat saturé on s'attendrait à ce qu'une espèce capable d'envahir présente une stratégie de vie plutôt de type K. Afin de pouvoir valider cette hypothèse il convient tout d'abord de définir les traits d'histoire de vie et les traits démographiques des espèces, puis leur aptitude à la compétition. C'est ce qui a été fait sur un modèle d'invasions biologiques

successives impliquant des mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) (Duyck et al. 2004). Dans cette succession d'invasions, il a été montré que dans tous les cas d'invasions observés de par le monde, ce sont des espèces de plus en plus K qui envahissent au détriment d'espèces plus r, l'inverse n'étant jamais observé. Pour ce système, les auteurs suggèrent donc que les traits favorisant l'invasion sont ceux qui favorisent la compétition plus que la colonisation (Duyck et al. 2007). Ainsi pour une bonne compréhension des phénomènes d'invasion il faut à la fois étudier la compétition interspécifique et les traits de vie qui lui sont associés.

I.3. Objectifs

En prenant pour modèle biologique les moustiques du genre *Aedes* vecteurs d'arboviroses, nous souhaitons mieux comprendre les processus d'installation et d'expansion d'une espèce invasive par rapport à une espèce résidente afin de mieux anticiper le potentiel d'expansion potentielle de l'envahisseur dans des régions encore exemptes de sa présence. Nous nous sommes proposés d'étudier deux situations bien distinctes : un cas d'invasion récente et un cas d'invasion plus ancienne, toutes deux impliquant le couple *Ae. albopictus* vs *Ae. aegypti*.

Un premier objectif a été d'appréhender les facteurs abiotiques favorisant l'installation et l'expansion d'*Ae. albopictus* dans une île de l'Océan Indien, Mayotte. Après avoir caractérisé les niches écologiques de l'espèce invasive et de l'espèce résidente sur le terrain, nous avons utilisé des approches développées en écologie du paysage pour déterminer les facteurs abiotiques affectant la distribution et l'abondance différentielles des espèces sur cette île.

Nous avons ensuite cherché à expliquer comment les caractéristiques biotiques et abiotiques du milieu avaient pu favoriser la dominance d'*Ae. albopictus* survenue après son invasion dans différentes régions. Nous nous sommes donc intéressés plus particulièrement à la situation à l'île de la Réunion où *Ae. albopictus* a supplanté *Ae. aegypti* depuis longtemps. Cette seconde partie de notre travail est basée sur des approches expérimentales visant à comparer les traits d'histoire de vie des deux espèces et à déterminer l'intensité et l'asymétrie de différents mécanismes de compétition interspécifique notamment au stade larvaire. Par ces expérimentations, nous avons cherché à mettre en évidence des stratégies de vie particulières pouvant expliquer l'expansion de l'espèce invasive par rapport à l'espèce résidente.

Le troisième objectif de notre travail a été d'identifier, à une échelle plus fine que celle utilisée dans les précédents chapitres, les facteurs conditionnant la colonisation des sites par l'espèce invasive, par l'étude en laboratoire de l'influence des caractéristiques du gîte larvaire sur le comportement de ponte des femelles.

Dans un premier temps, nous détaillerons les caractéristiques de nos modèles et sites d'études.

II. Les modèles biologiques : *Ae. albopictus* et *Ae. aegypti*

Les moustiques, dont les femelles sont hématophages au stade adulte, sont capables de transmettre de nombreuses zoonoses et constituent un problème de santé publique à l'échelle mondiale quel que soit le contexte socio économique des pays. Même si toutes les maladies transmises par ces vecteurs ne sont pas mortelles, beaucoup d'entre elles sont handicapantes et engendrent des problèmes considérables. Le modèle biologique choisi pour cette étude comprend deux espèces, *Ae. albopictus* et *Ae. aegypti*, bien connues du fait de leur répartition mondiale et de leur implication dans de nombreuses épidémies.

II.1. Taxonomie

Position taxonomique des *Aedes* :

E. Arthropoda ; Cl. Insecta ; O. Diptera ; s.O. Nematocera ; F. Culicidae (qui compte environ 44 genres et 3500 espèces) ; s.F. Culicinae ; g. *Aedes*

Les moustiques appartiennent à la famille des Culicidae, caractérisée par des espèces dont les adultes présentent des antennes longues et fines à nombreux articles. Les femelles possèdent des pièces buccales de type piqueur-suceur, allongées en forme de trompe rigide. Au sein des Culicidae on distingue trois sous familles : les Toxorhynchitinae, les Anophelinae et les Culicinae. La tribu des Aedini (Meigen 1818) qui nous intéresse particulièrement, appartient à cette dernière sous famille.

Le genre *Aedes* compte 23 sous genres dont le plus diversifié est le sous genre *Stegomyia* qui regroupe près de 110 espèces. Les espèces de ce sous genre sont assez facilement reconnaissables au stade adulte par la présence d'écailles blanches sur le thorax et sur les pattes leur donnant un aspect rayé ou tigré (Edwards 1920). *Aedes aegypti* et *Aedes albopictus* (Photo 1 et 2) sont très proches morphologiquement et diffèrent principalement par l'ornementation du scutum au stade



Photo 1. Femelle adulte d'*Aedes aegypti* (A. Franck, Cirad)



Photo 2. Femelle adulte d'*Aedes albopictus* (A. Franck, Cirad)

adulte. *Ae. aegypti* présente des écailles qui forment une lyre ou un croissant sur le scutum alors que chez *Ae. albopictus* il est orné d'une seule ligne médiane (Photo 3).

Il existe aussi une différence liée à la présence d'une bande antérieure sur les fémurs moyens allant de la base jusqu'à l'apex chez *Ae. aegypti* et absente chez *Ae. albopictus* (Edwards 1920).



Photo 3. Ornementation du scutum d'*Ae. aegypti* (à droite) et *Ae. albopictus* (à gauche) (WRBU, Systematic catalog of Culicidae)

II.2. Cycle de développement

Comme tous les diptères, il s'agit d'insectes holométaboles chez lesquels le passage de l'état larvaire à l'état adulte se fait par l'intermédiaire d'un état nymphal. Les larves et les adultes ont une morphologie et un mode de vie très différents. Chez les moustiques, les stades immatures sont aquatiques et le stade imaginaire aérien.

Beaucoup de points communs existent entre les stades pré-imaginaux d'*Ae. albopictus* et d'*Ae. aegypti*. Dans cette partie nous présenterons les critères partagés par les deux espèces et quelques différences majeures, alors que la plupart des différences biologiques entre ces deux espèces seront abordées dans le Chapitre 2.

II.2.1. Le stade œuf

Les femelles des deux espèces pondent des œufs de morphologie similaire (Photo 4), ne mesurant pas plus d'un millimètre de long (aux alentours de 0,5 mm). Les œufs sont pondus individuellement sur des supports humides, généralement les parois de petites collections d'eau d'origine anthropique ou naturelle. Les femelles sont capables de pondre un grand nombre d'œufs, parfois des centaines (Clements 2000) en une seule ou plusieurs pontes. Le fractionnement des pontes, décrit chez ces deux espèces (Corbet and Chadee 1993), est un mécanisme permettant d'élargir la distribution spatiale des œufs sur un site et ainsi d'augmenter les chances de survie. Les œufs, blanchâtres au moment de la ponte, s'assombrissent dans les heures qui suivent. Ils sont revêtus d'un chorion protecteur qui leur permet de résister à la dessiccation (ils sont alors à l'état quiescent) sur de plus ou moins longues périodes pouvant atteindre plusieurs mois dans certaines conditions (Edwards 1920, Hawley 1988). Les œufs ont systématiquement besoin d'une période d'assèchement de quelques jours suivie d'une phase de ré-immersion pour pouvoir éclore. Un laps de temps allant de un jour à une semaine est nécessaire pour le développement embryonnaire, dont la durée varie en fonction de la température extérieure et de la présence de nutriments dans l'eau (Clements 2000). Le stade œuf est un stade clé de la dispersion par l'homme chez ces deux espèces. A la différence d'*Ae. aegypti*, *Ae. albopictus* est capable de se développer en régions tempérées grâce à la capacité de ses œufs à entrer en dormance lorsque la température descend en dessous du seuil de tolérance de l'espèce ($< 5^{\circ}\text{C}$) (Nawrocki and Hawley 1984, Mitchell 1995). Cette capacité serait liée à une meilleure efficacité de la lipogenèse chez cette espèce (Briegel and Timmermann 2001).



Photo 4. Œufs d'*Aedes* (H. Delatte, Cirad)

II.2.2. Le stade larvaire

Les larves (Photo 5), sont pourvues de pattes et d'une tête bien différenciée. Au cours de leur développement, elles subissent quatre mues (de L1 à L4) leur taille passant de quelques millimètres pour les premiers stades à environ un cm pour la L4. Le stade larvaire est un stade aquatique mobile. La durée des différents stades peut varier entre 5 et 20 jours en moyenne chez les deux espèces en fonction des conditions abiotiques; les faibles températures et l'absence de nourriture sont des facteurs ralentissant la durée du développement larvaire (Christopher 1960, Hawley 1988). Bien qu'aquatiques, les larves ont besoin de l'oxygène atmosphérique pour leur respiration. Elles sont pourvues d'une paire de spiracles situés à l'extrémité du siphon respiratoire, lui-même localisé à l'extrémité de l'abdomen (Clements 2000). L'accès à l'oxygène peut être une source de compétition entre les larves. Ainsi, une densité de 100 larves pour 10cm² de surface entre l'eau et l'air est le maximum assurant une survie larvaire optimale (Russell 1986). Les larves des deux espèces se déplacent verticalement vers la surface de l'eau par une nage en S impliquant des flexions de l'abdomen (Christophers 1960). Elles se nourrissent de particules en suspension dans l'eau telle que des microorganismes (bactéries, diatomées, algues) mais également de particules provenant de tissus de plantes ou d'animaux en décomposition (Clements 2000). Elles s'alimentent par broutage sur le fond du gîte ou par filtration des particules en suspension. Ces différents modes de nutrition peuvent affecter l'exploitation de la ressource et modifier l'issue de l'interaction entre ces deux espèces (Yee et al. 2004, Yee et al. 2007).



Photo 5. Larves d'*Aedes*

Il est difficile de différencier à l'œil nu les larves d'*Ae. aegypti* de celles d'*Ae. albopictus*. Toutefois avec une loupe binoculaire (au grossissement x40) on peut observer de nettes différences. Les larves d'*Ae. aegypti* possèdent des soies ramifiées sur le siphon et des épines trifides sur le dernier segment abdominal, alors que chez celles d'*Ae. albopictus* les soies et les épines sont simples. Enfin on note toujours la présence de quatre épines latérales thoraciques chez *Ae. aegypti*, parfois présentes chez *Ae. albopictus* mais rarement au nombre de quatre (Hopkins 1952).

II.2.3. Le stade nymphal

La nymphe, d'allure recroquevillée, reste généralement à la surface de l'eau mais elle est capable de plonger lorsque l'eau est agitée. C'est un stade mobile dont les mouvements se font par déploiement de l'abdomen, terminé par deux palettes natatoires. Les nymphes restent souvent à la surface ce qui leur permet de respirer par des spiracles situés sur le mésothorax. Au stade nymphal, les individus ne s'alimentent plus car le canal alimentaire est détruit durant la métamorphose. Ce stade peut durer de un à trois jours en fonction des conditions abiotiques (Clements 2000). Au moment de l'émergence de l'adulte, la cuticule se fend longitudinalement et l'adulte s'extrait de l'exuvie, puis attend un moment à la surface de l'eau avant l'envol.

II.2.4. Le stade adulte

Comme chez la plupart des Nématocères l'adulte possède un corps allongé, ainsi que des pattes et des ailes longues qui lui confèrent une stabilité aérodynamique (Clements 2000). Les mâles et les femelles se différencient d'après la forme de leurs antennes, le mâle possédant des antennes plumeuses. Les mâles ont un cycle légèrement plus court et émergent en premier des gîtes. Le sex ratio à l'émergence est d'environ 50% (Clements 1999). Mâles et femelles ne sont sexuellement matures que 2 à 3 jours après l'émergence, les mâles ne pouvant s'accoupler qu'après une rotation à 180° des terminalia (Clements 1999). L'accouplement, qui débute généralement en vol pour s'achever posé, ne dure que quelques minutes. Il s'effectue à proximité du site d'émergence ou de l'hôte et peut se produire avant ou juste après le premier repas de sang (Clements 1999). Les femelles ne s'accoupleraient qu'une seule fois dans leur vie et sont capables de stocker les spermatozoïdes dans une ou plusieurs spermathèques (il en existe trois chez *Ae. albopictus* et *Ae. aegypti*) (Gubler and Bhattacharya 1971) pour féconder les œufs produits à l'issue des repas de



Photo 6. Femelle d'*Ae. albopictus* à différents stades de gorgement (A. Franck, Cirad)

sang. Les adultes des deux sexes se nourrissent de nectar qui constitue une source d'énergie. Toutefois, les femelles ont en outre besoin pour la maturation de leurs œufs d'un apport protéique qui est fourni par le sang des vertébrés. Un seul repas sanguin peut suffire à produire une ponte. Une femelle est capable de pondre une quantité variable d'œufs, en fonction de la quantité et de la qualité du repas pris. Les femelles piquent leurs hôtes vertébrés grâce à leur trompe ou proboscis acéré en biseau à l'extrémité qui contient un canal salivaire et un canal alimentaire. Au repos, les pièces buccales sont protégées par le labium qui constitue une gaine pour les stylets et se replie au moment du repas. La trompe pénètre ainsi un capillaire sanguin qu'elle cathétérise ; de la salive est injectée à plusieurs reprises, ce qui provoque une anesthésie locale et empêche le sang de coaguler. C'est aussi lors de cette injection de salive que les pathogènes peuvent être transmis du moustique à l'hôte. La quantité de sang ingérée peut varier de 4 à 10 mm³ et c'est au cours de cette étape que les moustiques s'infectent sur l'hôte (Clements 1999) (Photo 6). Les femelles piquent préférentiellement à certaines heures de la journée avec en général deux principaux pics d'activité : au crépuscule et à l'aube (Hawley 1988, Delatte et al 2009).

Les aspects liés au comportement des adultes seront détaillés dans le chapitre 3.

II.3. Habitats et distribution

II.3.1. *Aedes albopictus*

Aedes albopictus, connu sous le nom commun de moustique tigré, a été décrit pour la première fois par Skuse en 1894. Il est originaire des forêts d'Asie du Sud Est (Smith 1956). A l'origine, son aire de répartition s'étendait depuis le nord de la Chine et du Japon jusqu'à l'Asie Tropicale. Puis, elle s'est étendue aux îles du Sud Ouest de l'Océan Indien et de l'Ouest du Pacifique (Hawley 1988) (Tableau 1). Depuis les années 1970, la distribution d'*Ae. albopictus* s'est progressivement étendue à plusieurs régions du monde (Benedict et al. 2007) (Tableau 1). Aujourd'hui l'espèce est présente sur la plupart des continents et dans plus de 30 pays. Son expansion dans le monde est largement due à l'intensification des échanges internationaux. Dans les années 80, le commerce des pneus usagés entre le nord de l'Asie (notamment le Japon) et le reste du monde a favorisé le transport de cette espèce au stade œuf et ainsi son introduction dans des régions jusqu'alors exemptes de sa présence (Reiter and Sprenger 1987, Reiter 1998). On sait que les pneus constituent un site d'oviposition attractif pour les femelles de cette espèce (Hawley 1988). Les œufs pondus sur les

Tableau 1. Pays envahis par *Ae. albopictus* lors de son expansion mondiale au cours de la deuxième moitié du XXème siècle

Région	Pays	Années d'invasion	Références
Amérique	Trinidad	1983	Benedict et al. 2007
	Etats Unis	1985	Benedict et al. 2007
	Brésil	1986	Benedict et al. 2007
	Mexique	1988	Benedict et al. 2007
	Barbades	1993	Benedict et al. 2007
	République Dominicaine	1993	Benedict et al. 2007
	Cuba	1995	Benedict et al. 2007
	Guatemala	1995	Benedict et al. 2007
	Honduras	1995	Benedict et al. 2007
	Salvador	1995	Benedict et al. 2007
	Bolivie	1997	Benedict et al. 2007
	Iles Cayman	1997	Benedict et al. 2007
	Argentine	1998	Benedict et al. 2007
	Colombie	1998	Benedict et al. 2007
	Paraguay	1998	Benedict et al. 2007
	Panama	2002	Benedict et al. 2007
	Nicaragua	2003	Benedict et al. 2007
Europe	Albanie	1979	Adhami & Reiter 1998
	Italie	1990	Sabatini et al. 1990
	France	1999	Schaffner and Karch 2000
	Belgique	2000	Schaffner et al. 2004
	Serbie et Monténégro	2001	Haddad et al. 2007
	Suisse	2003	Flacio et al. 2004
	Espagne	2004	Aranda et al. 2006
	Croatie	2004	Klobucar et al. 2006
	Bosnie Herzegovine	2005	ECDC 2006
	Grèce	2005	Samanidou et al. 2005
	Pays Bas	2005	Scholte & Schaffner 2008
	Slovénie	2005	ECDC 2006
Moyen Orient	Israël	2003	Benedict et al. 2007
	Liban	2007	Haddad et al. 2007
	Syrie	2007	Haddad et al. 2007
Océanie	Iles du Pacifique Sud	Années 50	Hawley 1988
	Australie	2005	Russell et al. 2005
Afrique	Afrique du Sud	1991	Cornel & Hunt 1991 *
	Nigeria	1991	Savage et al. 1992
	Cameroun	2000	Fontenille & Toto 2001
	Guinée équatoriale	2001	Toto et al. 2003
	Gabon	2007	Coffinet et al. 2007

parois des pneus peuvent rester à l'état quiescent pendant des périodes de sécheresse plus ou moins longues et supportent ainsi sans problème le voyage d'un pays à un autre. Lors de la remise en eau notamment après un épisode pluvieux, les larves se développent et l'espèce peut ainsi coloniser une nouvelle région. Dans les années 2000, un autre mode d'introduction a été décrit pour cette espèce via l'importation de plantes ornementales comme *Dracaena sanderiana* (Liliales : Dracaenaceae) (« Lucky bamboo » des anglo-saxons). Après un premier cas signalé en Californie en 2001 (Linthicum et al. 2003), ce mode d'introduction a également été incriminé dans l'arrivée de l'espèce aux Pays Bas (Scholte and Schaffner 2007, Scholte et al. 2008). Dans ce cas, les œufs sont pondus dans la tige et ils éclosent soit pendant le voyage soit lors de l'arrivée dans la compagnie d'importation lorsque les plantes sont mises dans l'eau. A la différence d'*Ae. aegypti*, l'expansion de cette espèce se fait vers des latitudes plus tempérées du fait d'une bonne adaptation des stades œuf et larves à des températures inférieures à 10°C. La plasticité écologique de cette espèce a ainsi contribué à son expansion mondiale (Paupy et al. 2009).

Dans sa zone d'origine *Ae. albopictus* est donc plutôt une espèce de forêts mais elle est également largement répandue dans les zones périurbaines ou rurales en Inde (Gilotra et al. 1967), en Indonésie (Ramalingam 1974), à Singapour (Chan et al. 1971), en Thaïlande (Rudnick and Hammon 1960), au Vietnam (Russell et al. 1969) ou encore en Malaisie (Hawley 1988). Dans toutes ces régions, sa présence est surtout liée à la présence de végétation (Rudnick and Hammon 1960, Chan et al. 1971) ce qui expliquerait que l'espèce soit moins fréquente en zone fortement urbanisée (Tewari et al. 2004). Les habitats plus ruraux sont privilégiés par *Ae. albopictus* du fait de son comportement exophile ; la ponte a lieu préférentiellement dans des gîtes situés à l'extérieur, et le repos comme les repas sanguin se font eux aussi principalement à l'extérieur des habitations (Hawley 1988, Thavara et al. 2001, Delatte et al. 2009). Ce pattern de distribution dans les zones moins densément peuplées est également observé dans la plupart des régions envahies par cette espèce comme aux Etats-Unis, au Brésil (Braks et al. 2003, Lima-Camara et al. 2006) ou encore à Porto Rico (Cox et al. 2007). *Aedes albopictus* est capable de coloniser une large gamme de types de gîtes, qui va des gîtes naturels (creux de bambous, creux d'arbre, creux de rocher...) à des gîtes artificiels tels que des pneus, des petits récipients (soucoupes...) autant dans sa zone d'origine que dans des régions envahies (voir revue par Hawley 1988). Cette polytypie des gîtes colonisés est aussi incriminée dans l'expansion de l'espèce (Paupy et al. 2009).

II.3.2. *Aedes aegypti*

Aedes aegypti, décrit par Linné en 1862, est originaire d'Afrique. C'est l'une des espèces d'insectes qui présente la plus large distribution mondiale. On le rencontre dans toute les zones tropicales et intertropicales entre les latitudes 45°N et 35°S (Christophers 1960). Son expansion vers le continent américain, qui a eu lieu il y a plusieurs siècles (entre le 15^{ème} et le 19^{ème} siècle) bien avant celle d'*Ae. albopictus*, a probablement suivi la route du commerce des esclaves (Tabachnik and Powell 1979). En Asie, l'expansion de l'espèce est probablement plus récente mais le sujet prête à débat. Son introduction daterait plutôt du 20^{ème} siècle car il n'y a pas de mention de l'espèce auparavant. La faible diversité génétique présente dans ces populations plaide également en faveur d'une introduction récente (Tabachnik and Powell 1979). La large distribution de cette espèce est une fois encore liée à l'augmentation des échanges inter humains.

Aedes aegypti constitue en fait un complexe d'espèces au sein duquel existe une hétérogénéité morphologique, physiologique et comportementale qui a été démontrée depuis longtemps (Mattingly 1957, McClelland 1968). En Afrique sub saharienne, la forme prédominante est une forme sombre selvatique, *Ae. aegypti formosus* qui se développe habituellement dans les gîtes naturels comme les creux d'arbre. *Ae. aegypti formosus* serait également une forme plutôt zoophile se nourrissant sur les hôtes rencontrés dans les forêts. La forme qui s'est par la suite répandue hors d'Afrique et qui est donc plus tropicale est une forme domestique de coloration généralement plus claire, c'est la forme *typicus* encore appelée *Ae. aegypti aegypti*. Cette forme se développerait plutôt dans des habitats anthropiques (pneus, vases à fleur, containers de stockage d'eau...) et se nourrirait préférentiellement sur l'Homme (Christophers 1960, Tabachnik 1991). La distinction entre les deux formes d'*Ae. aegypti* repose donc à la fois sur des critères morphologiques et écologiques. McClelland (1968) indique ainsi que les individus de la forme *formosus* n'ont pas d'écailles blanches sur le premier tergite abdominal alors que la forme *typicus* a toujours des écailles même si elles sont peu nombreuses. Ce sont sur ces critères d'identification que nous nous avons utilisé pour déterminer les formes d'*Ae. aegypti* que nous avons étudiées. L'Homme aurait joué un rôle prépondérant dans l'évolution de l'espèce vers la forme domestique et dans sa migration hors de l'Afrique (Tabachnik 1991). Dans la plupart des pays envahis (USA, Amérique du Sud, pays asiatiques), *Ae. aegypti* est surtout présent dans les zones les plus urbanisées et les plus peuplées, à l'inverse d'*Ae. albopictus*. Toutefois, les critères écologiques sont parfois plus ambigus car l'opportunisme des espèces leur permet de s'adapter à des gîtes divers même s'ils ne sont pas leurs gîtes préférentiels. C'est ainsi que Tabachnik (1991) décrit la présence de forme *formosus* dans des gîtes artificiels avec des comportements anthropophiles (piquant l'Homme) en Afrique de l'Ouest

(Sénégal). Une autre différence entre les deux formes est leur capacité à transmettre la Dengue, les femelles de la forme *typicus* étant meilleures vectrices que celles de la forme *formosus* (Failloux et al. 2002). Toutefois la distinction génétique entre les deux formes reste difficile à faire car il n'a pas encore été trouvé de marqueurs discriminants liés à ces variations écologiques et morphologiques.

II.4. Compétence vectorielle pour les arbovirus

Aedes albopictus et *Ae. aegypti* sont des vecteurs connus de beaucoup de maladies causées par différents types d'agents pathogènes. Mais leur importance en santé humaine est surtout liée à leur forte capacité à transmettre des arbovirus. Les arbovirus (arthropode borne virus) sont un ensemble de virus très divers dont la transmission à l'hôte (ou aux hôtes) est assurée par un arthropode hématophage. La plupart des hôtes concernés sont des vertébrés, notamment des mammifères et des oiseaux. Les vecteurs peuvent être des insectes hématophages (moustiques, phlébotomes, Ceratopogonidae) mais aussi des arachnides (acaréens tels que les tiques). Beaucoup d'arboviroses sont des zoonoses pour lesquelles l'homme ne serait qu'un hôte accidentel. Parmi les arboviroses (animales comme humaines) les plus connues, on peut citer : la Fièvre Catarrhale (ou Bluetongue), la Peste Porcine, la Fièvre Jaune, l'Encéphalite Japonaise, l'Encéphalite à Tique, la Maladie de Chagas, la Dengue, la Fièvre de la Vallée du Rift et le West Nile.

Aedes aegypti est vecteur de nombreux arbovirus transmissibles à l'Homme dont les deux principaux sont la dengue et la fièvre jaune (Christopher 1960). Du fait de sa large gamme d'hôtes, *Ae. albopictus* était plutôt considéré comme un mauvais vecteur d'arboviroses pour l'homme dans la nature, les repas sanguins pris sur des hôtes non susceptibles limitant le cycle de transmission des virus (Reiter et al. 2006). Toutefois cette espèce assurerait la transmission de la Dengue en Asie dans les milieux ruraux et périurbains ainsi que dans les régions où *Ae. aegypti* est absent (Gratz 2004). La compétence vectorielle d'*Ae. albopictus* a cependant été prouvée au laboratoire pour près de 22 arbovirus (Shroyer 1986, Mitchell 1991, Gratz 2004). De même, la présence de différents virus a été mise en évidence dans des individus collectés sur le terrain (Paupy et al. 2009) (Tableau 2). Ceci souligne tout particulièrement les risques épidémiologiques liés à l'expansion de cette espèce.

Parmi les arboviroses transmises par ces deux vecteurs, deux attirent particulièrement notre attention pour des raisons différentes : la Dengue et le Chikungunya.

Tableau 2. Isolement ou détection de virus chez *Ae. albopictus* en conditions naturelles et compétence vectorielle pour les arbovirus (D'après Paupy et al. 2009)

		Field Isolation		Vector competence	
				infection	transmission
<i>Flaviviridae</i>					
genus <i>Flavivirus</i>	DENV-1, 2, 3, 4	+	Asia, Americas, Africa [34]	+	+
	YFV			+	+
	WNV	+	USA	+	+
	JEV	+	Taiwan [35]	+	+
	St. Louis Encephalitis virus			+	+
<i>Togaviridae</i>					
genus <i>Alphavirus</i>	CHIKV	+	Africa [34], Indian Ocean [36], Asia, Italy [37]	+	+
	EEEV	+	USA	+	+
	VEEV			+	+
	WEEV			+	+
	RRV			+	+
	Sindbis virus			+	+
	Mayaro virus			+	+
	Getah virus			+	+ [38]
<i>Bunyaviridae</i>					
genus <i>Bunyavirus</i>					
	Bunyawera Serogroup				
	Potosi virus	+	USA	+	+
	Cache Valley virus	+	USA	?	?
	Tensaw virus	+	USA	?	?
California Serogroup					
	Keystone virus	+	USA	+	-
	San Angelo virus			+	+
	La Crosse virus	+	USA	+	+
	Jamestown Canyon virus	+	USA	+	+
	Trivittatus virus			+	-
Simbu Serogroup	Oropouche virus			+	-
genus <i>Phlebovirus</i>	RVFV			+	+
<i>Reoviridae</i>					
genus <i>Orbivirus</i>	Orungo virus (Africa)			+	+
<i>Nodaviridae</i>					
Genus <i>Picornavirus</i>	Nodamura virus			+	?

II.4.1. La Dengue

Il s'agit de l'arbovirose la plus répandue au monde, qui est actuellement considérée comme ré-émergente (OMS 1993). Elle est présente dans toute la zone inter tropicale (Fig. 1) mais les régions les plus touchées sont l'Asie et l'Amérique du Sud où les formes graves sont les plus fréquentes. On dénombre annuellement environ 50 à 100 millions de cas de dengue, incluant jusqu'à 500 000 cas de dengue hémorragique (FDH) et 24 000 décès (Halstead 2007).

Le virus de la dengue est un virus à ARN monocaténaire de la famille des Flaviviridae et quatre sérotypes (DEN 1, DEN 2, DEN 3, DEN 4) circulent dans le monde. Les symptômes classiques de la maladie se manifestent après 2 à 7 jours d'incubation et disparaissent au bout d'une semaine. Les plus courants sont de fortes fièvres accompagnées de maux de tête, de nausées, de douleurs articulaires et musculaires et d'éruptions cutanées. La période de convalescence dure environ 15 jours mais peut être plus longue. Cette forme classique est handicapante mais en général peu dangereuse pour la vie des malades. Par contre dans 1 à 5% des cas, des complications liées à des formes hémorragiques de la maladie peuvent survenir (fièvres persistantes, hémorragies multiples...). Les causes d'apparition de formes hémorragiques sont sujettes à discussion mais les hypothèses classiques sont principalement le rôle des anticorps non neutralisants (facilitation immunologique) (Halstead and O'Rourke 1977) ou les différentes pathogénies de souches virales (Rosen 1986). L'origine selvatique de la transmission virale est avérée et l'apparition de cycles urbains, qui remonte à environ 500 ans (Halstead 2007), coïnciderait avec l'expansion mondiale de la forme domestique d'*Ae. aegypti*, le principal vecteur de cette maladie. Toutefois *Ae. albopictus* est capable d'assurer le cycle de transmission et a même été impliqué dans des épidémies sévères (Gratz 2004). La recrudescence de cette maladie est liée en partie à l'arrêt des programmes d'éradication du vecteur, à l'apparition de populations de moustiques résistantes aux insecticides, à l'augmentation de la démographie mondiale et à celle de l'urbanisation (Tabachnik 1991).

II.4.2. Le Chikungunya

Moins connue et moins répandue que la Dengue, cette maladie (Fig. 2) nous intéresse tout particulièrement du fait de l'épidémie soudaine et très importante survenue dans les îles du Sud Ouest de l'Océan Indien en 2005-2006. Cette arbovirose est causée par un virus à ARN monocaténaire, Alphavirus de la famille des Togaviridae. La première épidémie due à ce virus a été décrite en Tanzanie (1952) (Renault et al. 2007). Depuis, d'autres épidémies sont survenues en



Fig. 1. Carte de distribution des pays à risque pour la Dengue en 2008 (d'après CDC : <http://www.cdc.gov/dengue/epidemiology/index.html>)

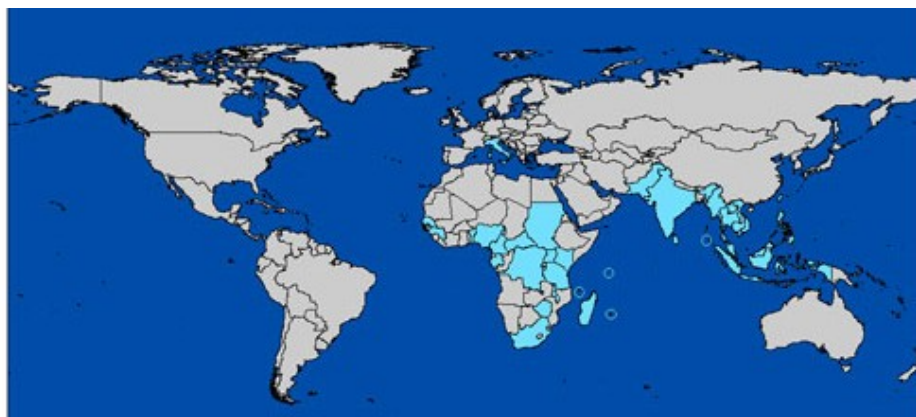


Fig. 2. Carte de distribution du Virus du chikungunya en 2008 (CDC) (modifié à partir de Powers AM, Logue CH. Changing patterns of Chikungunya virus re-emergence of zoonotic arbovirus (J. Gen. Virol. 2007, 88 (Pt 9) 2363-2377)

Afrique (Sénégal : 1982, 1996 ; République Centrafricaine 1978-79) et en Asie (Cambodge 1964 ; Inde 1964 ; Thaïlande 1962-64 ; Vietnam 1967) (Renault 2007). Les symptômes de la maladie sont classiquement des polyarthrites aiguës fébriles qui surviennent après une période d'incubation de 4 à 10 jours et s'accompagnent de fortes fièvres (40°C), de céphalées, de douleurs musculaires et d'éruptions cutanées. Les articulations principalement touchées sont les poignets, les chevilles mais aussi les genoux et celles des mains (Pialoux et al. 2006). Si l'évolution de la maladie tend généralement vers une amélioration rapide avec disparition de la fièvre au bout de quelques jours, la disparition des signes articulaires peut prendre des semaines voire plus. Cette maladie initialement considérée comme bénigne peut toutefois entraîner une mortalité directe ou indirecte. A la Réunion une surmortalité probablement liée à l'épidémie en cours a ainsi été observée durant les 4 premiers mois de l'année 2006 (Josseran et al. 2008). En Afrique le virus est maintenu dans des cycles forestiers impliquant des primates et des moustiques forestiers (Diallo et al. 1999) (Fig. 3). Dans des habitats plus urbains, les principaux vecteurs incriminés sont *Ae. aegypti* et *Ae. albopictus*.

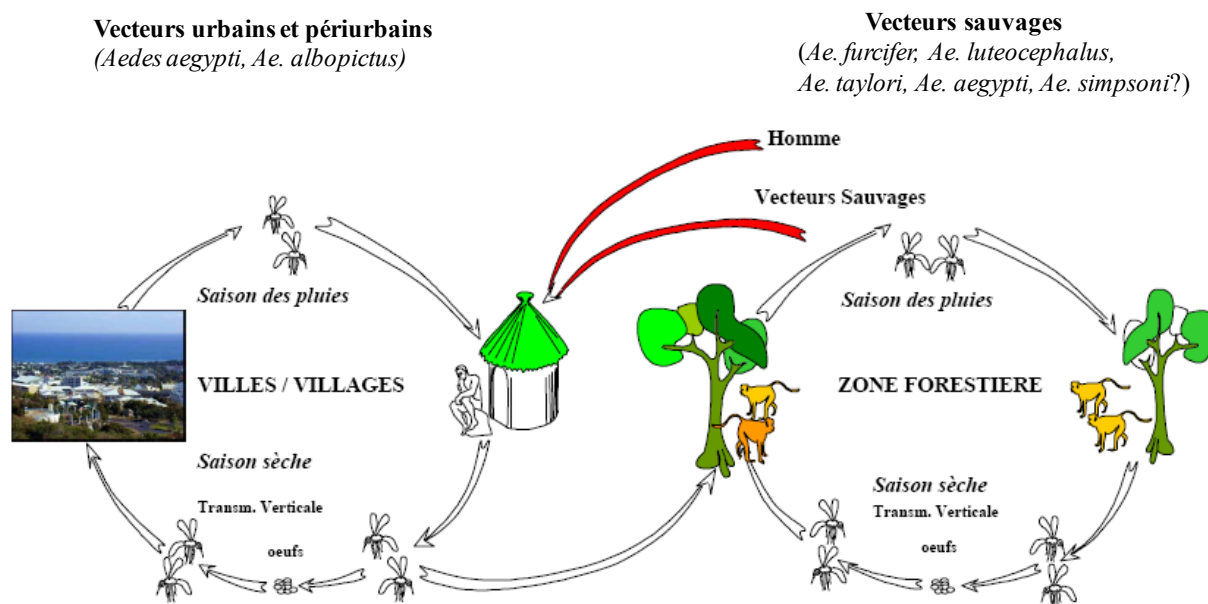


Fig. 3. Cycle de transmission du Chikungunya (Source IRD UR16)

II.5. Situation dans les îles de l'Océan Indien

II.5.1. Distribution des deux espèces

Dans certaines des îles du Sud Ouest de l'Océan Indien (SOOI) la présence d'*Ae. albopictus* est avérée depuis le début du XXème siècle (Tableau 3).

Tableau 3. Premières mentions d'*Ae. albopictus* dans les îles du Sud Ouest de l'Océan Indien

Pays	Années de signalement	Références
Madagascar	1904	Ventrillon 1904
Réunion	1913	Edwards 1920
Maurice	1908	Edwards 1920
Rodrigue	Entre 1994 et 1998	Julvez 1998
Seychelles	Avant les années 1970	Metsellar 1980
Mayotte	2001	Girod 2004
Iles Eparses françaises	2008	Bagny et al. 2009

Dans la zone, *Ae. albopictus* est présent dans toutes les îles à l'exception d'Europa et des trois îles de la République des Comores (Fig. 4). La présence d'*Ae. aegypti* était signalée dans la plupart des îles depuis un certain nombre d'années mais les dates d'introduction ne sont pas connues (Julvez et al. 1998). Toutefois la distribution de l'espèce pourrait avoir diminué ; ainsi nos récentes prospections n'ont pas permis de mettre en évidence sa présence à Rodrigues, ce qui peut-être dû à un effort de prospection insuffisant. Par contre aux Seychelles l'espèce est signalée comme rare depuis plusieurs années (Metselaar et al. 1980, Julvez et al. 1998). A Maurice, elle a apparemment disparu et il ne subsiste aujourd'hui, cantonnée à des zones naturelles, qu'une population d'*Ae. mascarensis*, espèce endémique de l'île et qui pourrait être une forme dérivée d'*Ae. aegypti* (McClelland et al. 1973). En effet, les analyses génétiques montrent que cette espèce se place au sein du complexe *Ae. aegypti* (Fig. 5). La situation à l'île de la Réunion et à Mayotte sera abordée plus en détail par la suite.

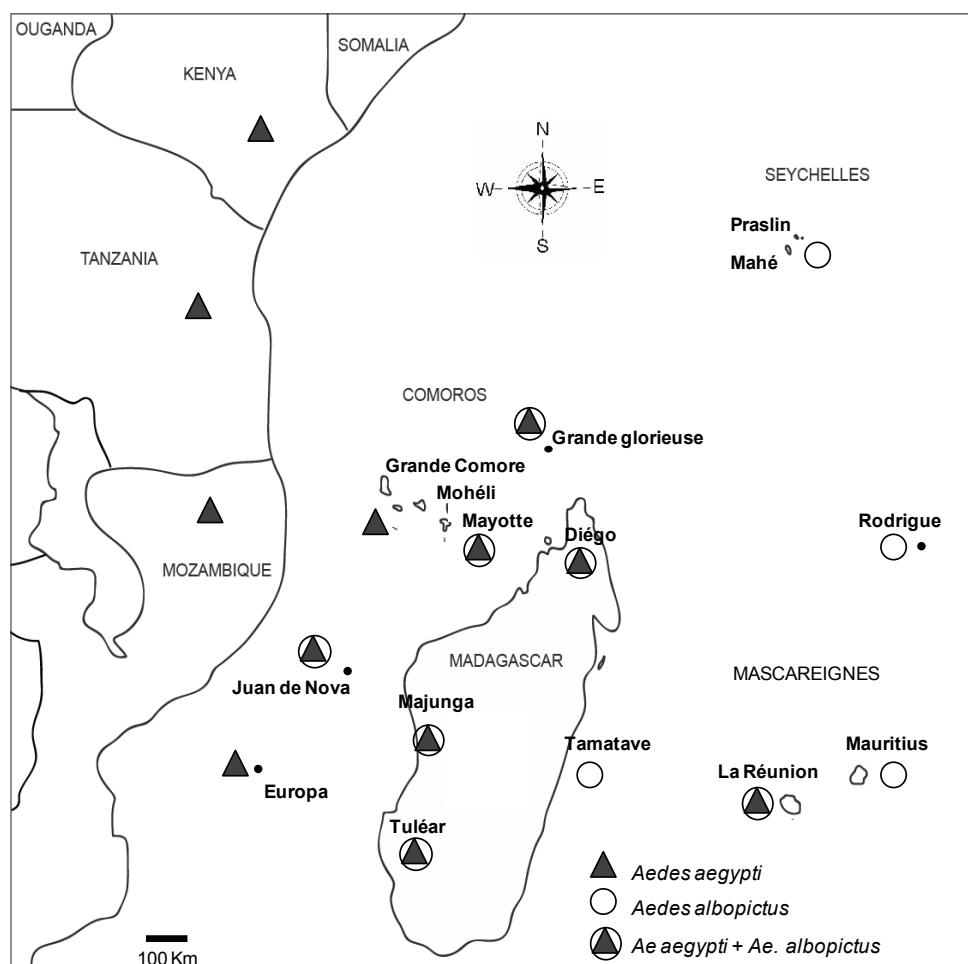


Fig. 4. Répartition d'*Aedes albopictus* et d'*Aedes aegypti* dans le sud-ouest de l'Océan Indien. (Delatte et al. 2008b, Bagny et al. 2009b)

II.5.2. Phylogéographie

Dans le monde la diversité génétique au sein des populations d'*Ae. albopictus* est faible probablement du fait de l'expansion récente de cette espèce (Mousson et al. 2005). A l'inverse, les populations d'*Ae. aegypti* sont plus diversifiées. Comme nous l'avons signalé précédemment *Ae. aegypti* dans le monde est un complexe d'espèces mais les marqueurs moléculaires permettant de différencier avec précision les différentes formes avec des outils moléculaires n'ont pas encore été trouvés (Tabachnik 1979).

Une étude de phylogénie d'*Ae. albopictus* et d'*Ae. aegypti*, basée sur le séquençage du gène de la Cytochrome Oxydase 1, a été conduite en 2007-2008 (Delatte et al. en cours de rédaction) à partir d'individus échantillonnés dans toutes les îles du SOOI (Les Comores, Mayotte, Rodrigues, Grande Glorieuse, Madagascar, La Réunion, Maurice). Des échantillons de moustiques des deux espèces datant des années 50 et provenant de collections de Madagascar et de la Réunion ont aussi été utilisés pour cette étude.

Globalement les résultats de cette étude montrent que les populations d'*Ae. albopictus* de la zone SOOI sont peu diverses génétiquement. A la Réunion, malgré un échantillonnage fin sur la totalité de l'île, dans les zones urbaines fortement anthropisées comme dans les zones faiblement anthropisées (cirque de Mafate) et naturelles (ravines, forêt de Mare Longue) la diversité reste faible et équivalente à celle observée à Madagascar (Diego, Tulear, Tamatave, Majunga), montrant une origine monophylétique de ces populations. Certains haplotypes trouvés à l'île de la Réunion sont également présents dans les échantillonnages des populations de Madagascar des années 50 et auraient la même origine.

Dans la sous zone SOOI, *Ae. aegypti* forme des groupes géographiquement et écologiquement structurés (Fig. 5). Les populations présentes à la Réunion sont génétiquement différentes des populations de Mayotte et des Comores. Elles sont toutefois proches de populations échantillonnées dans les villes de Madagascar. Les formes *aegypti* ou *formosus*, identifiées sur des critères morphologiques forment des clades différents avec toutefois une dichotomie géographique. Les populations appartenant à la forme *formosus* collectées à Mayotte et Grande Comore n'appartiennent pas au même clade que les populations de Madagascar et Grande Glorieuse (Iles Eparses). La divergence entre les populations de forme *aegypti* de la Réunion et *formosus* de Mayotte est plus récente que la divergence au sein des différentes populations de forme *formosus* présentes dans les îles. A la Réunion les populations résiduelles d'*Ae. aegypti* testées de deux localités différentes (ravine Trois Bassins St Gilles, ravine La Fontaine St Leu) ont le même

haplotype ont le même haplotype ; ainsi ces populations auraient probablement une origine commune. Des analyses plus fines au niveau populationnel sont toutefois requises pour le vérifier. Ces premiers résultats ainsi que les faibles populations trouvées sur le terrain lors des échantillonnages (cf. Annexe 1) vont dans le sens d'une population ayant subi une réduction de diversité (type « bottleneck ») et qui serait en déclin.

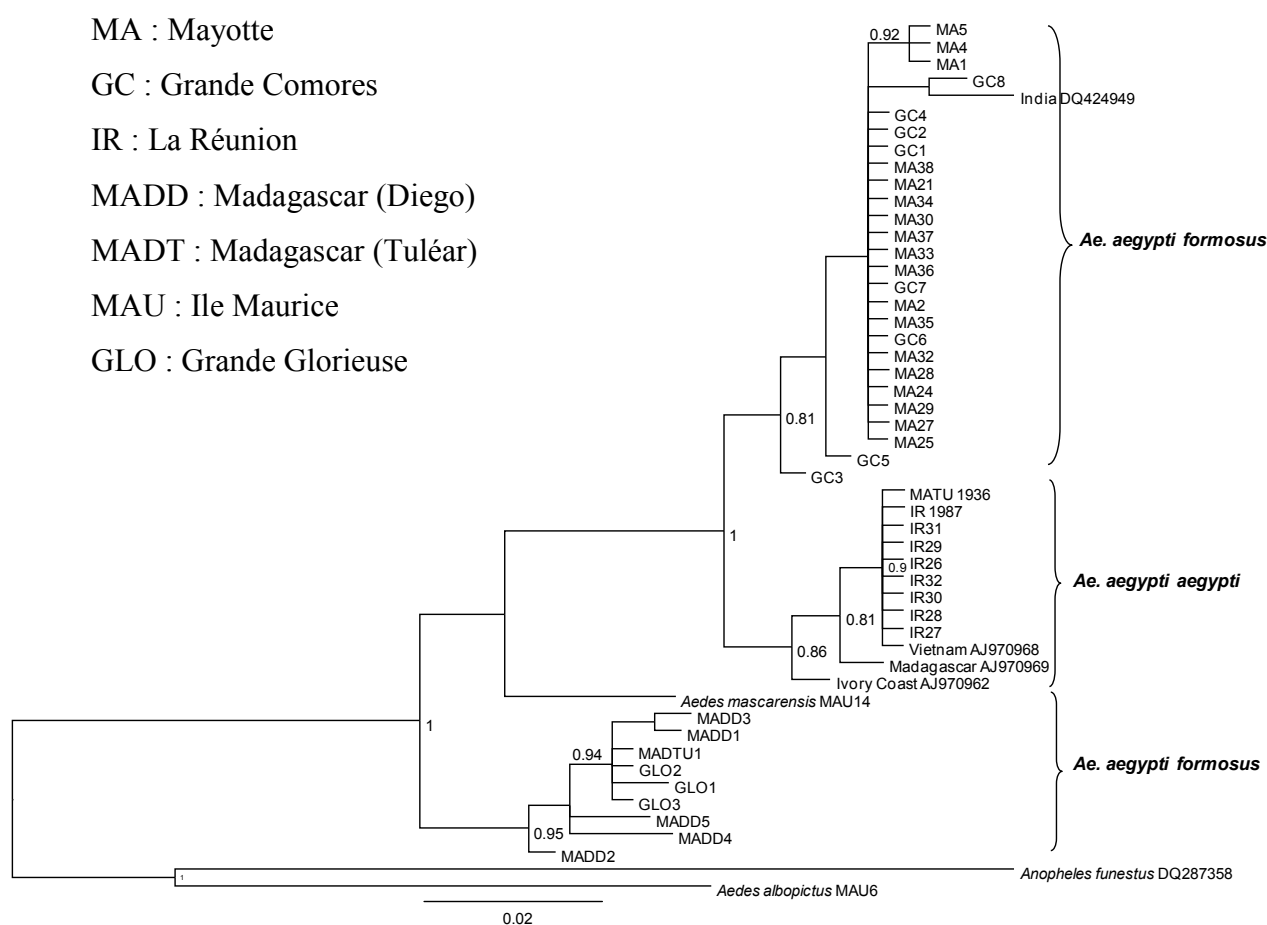


Fig. 5. Arbre phylogénétique issu de l'analyse Bayésienne (de 6 000 000 itérations, modèle de substitution nucléotidique : TIM+I (AIC)) basée sur le gène de la Cytochrome Oxydase 1. Les nombres indiquent les valeurs de bootstraps pour les nœuds. (Delatte et al. en préparation)

II.5.3. Epidémiologie des arboviroses

Dans les îles du SOOI plusieurs épidémies de Dengue ont été observées dans la 2nde moitié du 20^{ème} siècle. Les premières décrites dans la littérature ont affecté Mayotte et les Comores en 1943 (McCarthy and Brent 1943) mais aussi Madagascar à la même période (Julvez et al. 1998). A Mayotte et aux Comores le vecteur incriminé est *Ae. aegypti* (Mc Carthy and Brent 1943). Par la suite on ne recense pas d'autres épidémies majeures de Dengue dans ces îles (Julvez et al. 1998). Une épidémie de Dengue 2 a touché la Réunion en 1977-78 et les Seychelles à la même période. A la Réunion cent soixante mille cas ont été recensés soit environ 30% de la population (Mora 1979). En 2004, une épidémie de Dengue 1 a aussi été signalée dans l'île affectant 228 personnes (Pierre et al. 2005). Depuis cette date, des cas sporadiques sont régulièrement enregistrés (0 à 5 cas mensuels) sur l'île (Source DRASS Réunion). Des études de laboratoire ont confirmé la très forte compétence vectorielle d'*Ae. albopictus* pour la Dengue lors des 2 épidémies (Coulanges et al. 1979, Pierre et al 2005). Ce moustique est le vecteur majeur impliqué dans la transmission de cette arbovirose dans l'île. Plusieurs autres épidémies de plus ou moins grande importance se sont produites dans les îles du SOOI dans les années 80-90 (Julvez et al. 1998). En 1993, une épidémie sévère a sévi en Grande Comore mais n'a pas atteint les autres îles de l'archipel (Zeller 1998). Aucun cas de forme sévère de la Dengue de type Dengue hémorragique n'a été décrit dans la zone.

Entre 2005 et 2007 une épidémie sévère de fièvre à chikungunya, peut être la plus intense jamais recensée dans les îles du SOOI, a touché toutes les îles avec une prévalence variable (Fig. 6). Cette épidémie a débuté au Kenya en 2004 après une période de forte sécheresse et de chaleur sur les régions côtières (Chretien et al. 2007); elle s'est ensuite largement répandue à la plupart des îles du SOOI entre 2005 et 2006 (Renault et al. 2007). En janvier 2005, les premiers cas ont été recensés aux Comores, puis des cas sont rapidement apparus dans les îles situées aux alentours : Mayotte, Madagascar, Seychelles, Maurice et Réunion (Pialoux et al. 2007). Il a été confirmé que pendant cette épidémie une seule souche virale a circulé dans la région de l'Océan Indien (Schuffenecker et al. 2006). Mais l'épidémie ne s'est pas arrêtée là. En effet, en octobre 2005 des cas ont été recensés en Inde continentale après 32 ans d'absence de cette arbovirose (Higgs 2006, Yergolkar et al. 2006). Puis durant l'été 2007, des premiers cas ont été répertoriés en Europe avec près de 200 personnes touchées en Italie (Rezza et al. 2007). Dans la plupart des pays de la zone SOOI l'épidémie a touché près de la moitié de la population si on tient compte des incertitudes liées aux estimations du nombre de cas. Les vecteurs impliqués dans la transmission du chikungunya dans les îles du SOOI

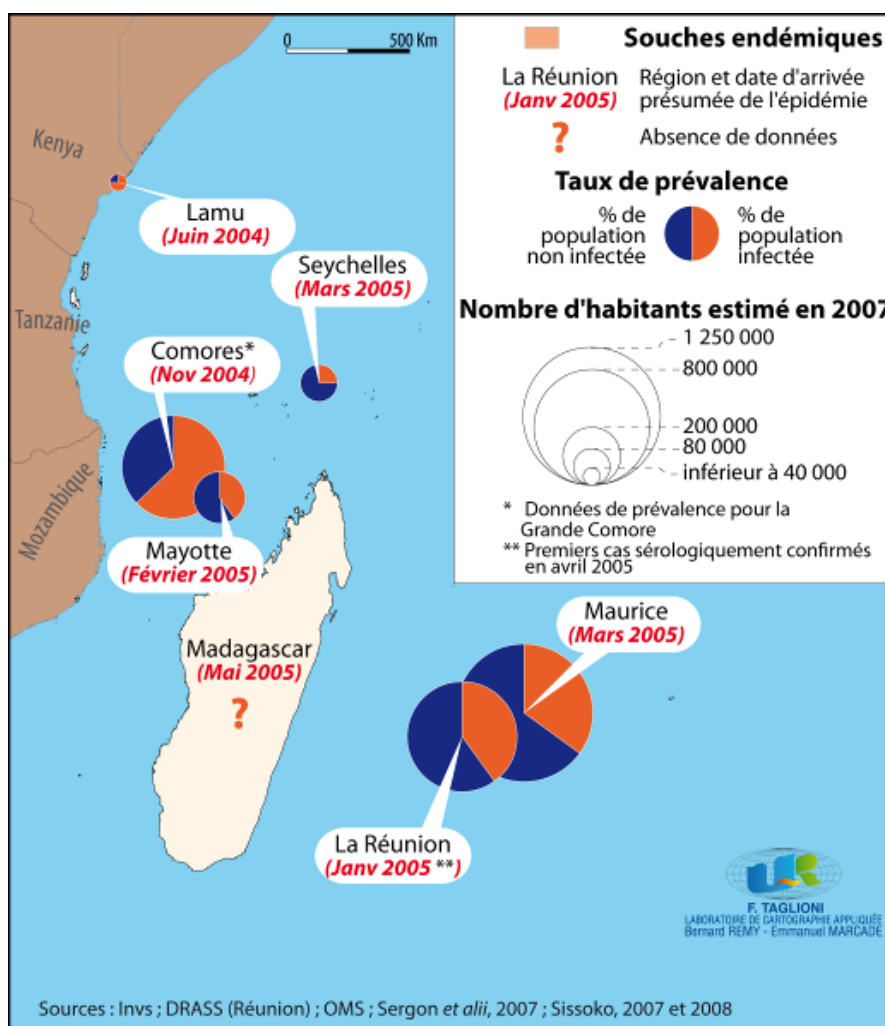


Fig. 6. Progression et prévalence du chikungunya dans le sud-ouest de l'océan Indien durant l'épidémie de 2004-2007 (Taglioni et Dehecq 2009)

sont principalement *Ae. albopictus* et *Ae. aegypti*, notamment dans les régions où *Ae. albopictus* est absent comme aux Comores.

A la Réunion, l'épidémie a débuté fin avril 2005 et s'est achevée au début de l'année 2007 avec un pic épidémique observé dans le premier trimestre 2006, atteignant jusqu'à 47000 cas hebdomadaires estimés (Renault 2007). Des enquêtes sérologiques ont montré que le taux d'attaque de la population avait atteint 38 % (soit 300 000 personnes) dans l'île fin 2006 (Perrau et al. 2006).

Aedes albopictus est le vecteur avéré responsable de la transmission du virus Chikungunya lors de cette phase épidémique. Le virus a ainsi été mis en évidence par RT PCR dans des lots de moustiques collectés sur le terrain (Delatte et al. 2008). La flambée épidémique observée en 2006 à la Réunion serait liée à une modification de la souche virale par la substitution d'une alanine en valine en position 226 dans la glycoprotéine d'enveloppe E1 (Schuffenecker et al., 2006). Cette

mutation aurait conduit à une réplication plus importante du virus qui pourrait expliquer l'extrême efficacité des *Ae. albopictus* réunionnais dans la transmission (Vazeille et al. 2007). Cette épidémie, qui est probablement l'une des premières d'une telle intensité à survenir dans un pays développé, a notamment souligné notre méconnaissance de la bio-écologie des vecteurs d'arboviroses dans les îles du SOOI.

Comme la Réunion, Mayotte a été touchée par l'épidémie de Chikungunya au début de l'année 2005. La circulation virale a été mise en évidence entre février et septembre 2006. Toutefois, il est difficile d'avoir une idée précise du nombre de cas réels dans cette île, la densité médicale étant plutôt faible et le recours aux soins modernes non systématique. Une estimation de la Cire Réunion Mayotte mentionne 45000 cas soit environ 38 à 40% de la population ; cette proportion est similaire celle retrouvée à la Réunion (Sissoko et al. 2008). A Mayotte, la fin de l'épidémie a été déclarée au début de l'année 2007.

La circulation d'autres arbovirus dans la sous zone reste assez rare à l'exception peut être du West Nile virus qui a été isolé plusieurs fois dans des populations aviaires de Madagascar et d'une récente épidémie de Fièvre de la Vallée du Rift dans l'archipel des Comores, avec principalement des cas animaux mais également quelques cas humains répertoriés (Sissoko et al. 2009).

III. Les sites d'étude

III.1. La Réunion

III.1.1. Situation géographique et climatique

La Réunion est une île française située dans l'Océan Indien ($21^{\circ}06''\text{S}$; $55^{\circ}36''\text{E}$), à environ 800 km à l'Est de Madagascar. Elle fait partie de l'archipel des Mascareignes avec les îles Maurice (300 km au Nord Est de La Réunion) et Rodrigues (à 800 km à l'Est). C'est une île volcanique de 2512 km², qui a émergé de l'océan, il y a quelques 2 à 3 Ma. Elle est très montagneuse mais la partie émergée ne représenterait que 3% de l'ensemble du massif issu du fond de l'océan. Le point culminant de l'île, le Piton des Neiges (3071 m) est également le plus haut sommet de l'Océan Indien. Cette chaîne de montagne au centre de l'île forme une barrière naturelle aux alizés venant de l'Est ce qui crée deux sous régions climatiques bien distinctes. La côte Est ou « côte au vent » reçoit plus de 70% des précipitations et la pluviométrie annuelle y est largement supérieure à 3m (Fig. 7). La côte Ouest appelée « côte sous le vent » est au contraire beaucoup plus sèche et la pluviométrie annuelle y excède rarement 1m. Au-delà de ces grandes régions climatiques, il existe une multitude de microclimats liés notamment au relief tourmenté.

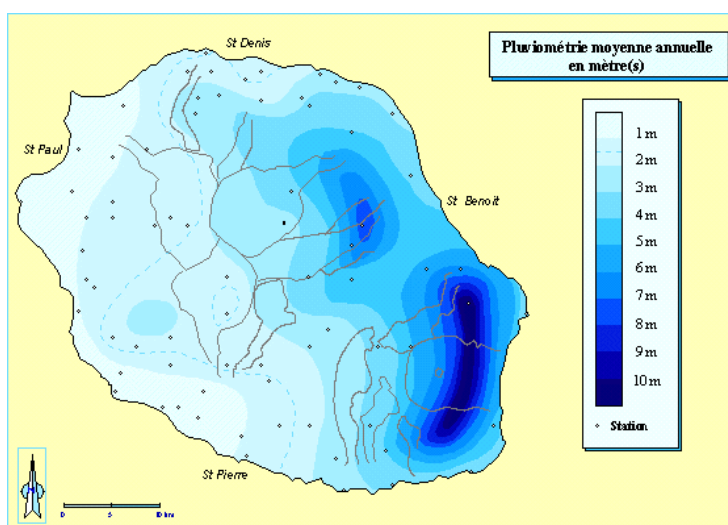


Fig. 7. Carte de la pluviométrie moyenne annuelle à La Réunion (Atlas Climatique de la Réunion, Météo-France La Réunion, 1997).

L'île jouit d'un climat tropical humide qui présente deux saisons majeures : l'hiver austral de mai à octobre où il fait frais et sec et l'été austral, de novembre à avril, qui est nettement plus chaud et pluvieux. C'est aussi durant l'été austral que se manifeste la plupart des phénomènes cycloniques. Le relief escarpé et accidenté du centre de l'île ne laisse finalement qu'une fine bande littorale (« les Bas ») où il fait relativement chaud toute l'année (entre 21°C l'hiver et 26°C l'été) sur laquelle se concentre la majeure partie de la population. Par opposition, « les Hauts » de l'île connaissent des différentiels thermiques et pluviométriques liés à leur localisation géographique.

Une des particularités de La Réunion est la complexité du réseau hydrographique, constitué d'une douzaine de rivières permanentes, dont le débit fluctue en fonction des saisons, et de très nombreuses ravines. Ces dernières n'ont pas un écoulement permanent et servent surtout à drainer les grosses trombes d'eau qui tombent durant la période cyclonique. Elles sont majoritairement formées de roches volcaniques friables creusées par l'érosion et les trous créés dans la roche représentent des gîtes larvaires propices au développement des larves de moustiques. Les ravines de l'Est de l'île, plus souvent soumises aux pluies, sont très humides alors que dans l'Ouest, les ravines appelées « ravines sèches ou semi sèches » ne sont en eau qu'après de forts épisodes pluvieux. Ainsi dans ces ravines, les gîtes larvaires potentiels ne sont présents que ponctuellement, parfois pour des durées très courtes. L'eau des gîtes peut s'évaporer très rapidement, notamment lorsque ces derniers sont au soleil. Les ravines peuvent être plus ou moins proches des habitations et fréquentées par des humains. La fréquentation varie en fonction des lieux et les raisons d'y rencontrer des humains sont diverses : balades, chasse aux insectes, recherche de plantes médicinales, raccourcis ... Ces lieux peuvent également renfermer une certaine richesse faunistique (rongeurs, chauve-souris, oiseaux, reptiles...) et floristique, certaines d'entre elles constituant des sanctuaires pour des plantes endémiques.

III.1.2. Les moustiques de la Réunion

III.1.2.1. Diversité faunistique

Dans la littérature des XVII et XVIIIème siècles il n'est fait aucune mention de la présence d'insectes piqueurs à la Réunion. Les auteurs insistent même sur l'absence de puces, mouches ou moustiques sur l'île. Il faut donc attendre le début du XIXème siècle pour que soit mentionnée la nuisance occasionnée par les moustiques ou « pigailles » à la Réunion (Girod 2001). Un siècle plus

tard, Vassal (1907) relève principalement la présence de trois espèces: *Anopheles coustani* (Laveran 1900), *Anopheles gambiae* (Giles 1902) et *Ae. aegypti*. Puis, Edwards (1920) ajoute à cette liste deux autres espèces : *Aedes albopictus* et *Culex quinquefasciatus* (Wiedemann 1828). Les appellations utilisées par les auteurs de l'époque diffèrent parfois des noms actuels mais il semble bien que ce sont ces espèces qui étaient déjà mentionnées.

Dans les années 50, un premier inventaire exhaustif de la faune culicidienne est effectué par Hamon (1953) qui recense 12 espèces de Culicidae appartenant aux genres *Aedes*, *Culex* et *Anopheles*. Toutefois un *Culex*, *Cx. poicilipes* (Theobald, 1903) décrit dans cet inventaire ne sera jamais retrouvé dans les inventaires futurs (Girod 2001). Ainsi, 30 ans plus tard, on recense au total 12 espèces de Culicidae dans l'île, qui appartiennent à 4 genres: *Culex*, *Anopheles*, *Aedes* et *Orthopodomyia*. Deux espèces d'*Anopheles* sont présentes *An. coustani* (Laveran 1900) et *An. arabiensis*. *Anopheles coustani* est un moustique commun dans les Bas de l'île et les régions de moyenne altitude, capable de piquer l'homme. En revanche il ne serait pas impliqué dans la transmission du paludisme sur l'île. *Anopheles arabiensis s.l.* est par contre le vecteur avéré du paludisme dans l'île. Au cours des années 1950 une large campagne de traitement au DDT a été menée sur l'île dans le but d'éradiquer la maladie par l'élimination du vecteur (Hamon 1953). Cette campagne fut un succès ; un décret de l'OMS de 1979 atteste que le paludisme est officiellement éradiqué de La Réunion. Actuellement, les cas de paludisme observés dans l'île sont des cas importés et le Service de Lutte Anti vectorielle poursuit la surveillance et le contrôle des populations d'*An. arabiensis*. Cinq espèces de *Culex* sont également présentes. *Culex quinquefasciatus* est présent dans toutes les zones littorales de l'île mais aussi dans les zones d'altitude, jusqu'à 2000 m en été (Dehecq, DRASS Réunion, com. pers.). Ce moustique a été le principal vecteur responsable de la Filariose de Bancroft qui a sévi dans l'île à la fin du XIXème siècle et au début du XXème siècle. La maladie a aujourd'hui complètement disparu de l'île. *Culex univittatus* (Theobald 1901) et *Culex tigripes*, assez communs dans les Bas de l'île jusqu'à une altitude de 700m, ne sont toutefois pas des espèces anthropophiles (Hamon 1953). Les larves de *Cx. tigripes* sont au contraire prédatrices de larves d'autres Culicidae. *Culex insignis* et *Cx. tritaeniorhynchus* sont pour leur part beaucoup moins fréquents. Une seule espèce d'*Orthopodomyia*, *O. arboricolis* (Theobald) a été décrite mais son occurrence est assez rare et ce moustique est surtout inféodé au milieu forestier. Il existe peu d'informations sur la biologie de l'adulte (Hamon 1953). Parmi les *Aedes*, genre qui nous intéresse principalement ici, 3 espèces appartiennent au sous genre *Stegomyia* (*Ae. dufouri*, *Ae. aegypti* et *Ae. albopictus*) et une au sous genre *Aedimorphus* (*Ae. fowleri*). Ces quatre espèces sont hématophages et connues comme pouvant piquer l'Homme. Toutefois, à l'inverse des deux autres, *Ae. dufouri* et *Ae. fowleri* ne sont

pas décrits comme des vecteurs de maladies. *Aedes dufouri* qui était considéré comme endémique de la Réunion a été récemment trouvé sur l'île d'Europa (Bagny et al. 2009b cf Annexe 2). Ce moustique colonise surtout des gîtes situés au niveau du littoral sud sud-est de l'île et ses larves se développent généralement dans des eaux saumâtres (Hamon 1953). *Ae. fowleri* se développe dans des gîtes temporaires ensoleillés notamment des creux de rochers présents dans les ravines cantonnées aux zones littorales tout autour de l'île.

Aedes aegypti et *Ae. albopictus* sont donc présents sur l'île depuis près d'un siècle. La première mention d'*Ae. aegypti* remonte à 1902 mais on ne dispose pas à cette époque d'informations précises sur son abondance et sa répartition. On sait simplement qu'il était le Culicidae le plus communément rencontré sur l'île (Vassal 1907). Pour *Ae. albopictus*, le premier signalement daterait de 1913 (Edwards 1920). Dans les paragraphes ci-dessous, nous présenterons les résultats d'études récentes sur la bio écologie de ces deux espèces à la Réunion.

III.1.2.2. *Aedes albopictus*

Depuis les années 50, *Ae. albopictus* est décrit comme l'espèce d'*Aedes* dominante dans les habitats situés en dessous de 1200 m (Hamon 1953), un pattern de distribution toujours observé actuellement (Delatte et al. 2008a). Cette dernière étude a également montré qu'*Ae. albopictus* était trouvé en hiver jusqu'à 1200 m (Fig. 8). En été, le même gradient altitudinal est observé mais l'espèce est fréquemment trouvée à des altitudes supérieures à 1000 m. Delatte et al. (2008) mentionnent également la présence de l'espèce dans des zones où la température minimale peut atteindre 4°C pour une température moyenne de 12,6°C.

Aedes albopictus est capable de coloniser de nombreux types de collections d'eau, qu'elles soient d'origine anthropique ou naturelle, et ce aussi bien dans des zones fortement urbanisées que dans des zones rurales. Delatte et al. (2008b) ont par ailleurs montré une préférence pour les collections d'eau ombragées contenant une eau claire avec peu de matières organiques. Dans les environnements urbains, les larves de l'espèce occupent préférentiellement des soucoupes sous les pots de fleurs et, dans les environnements périurbains et ruraux, des creux de bambous et de rochers (Fig. 9).

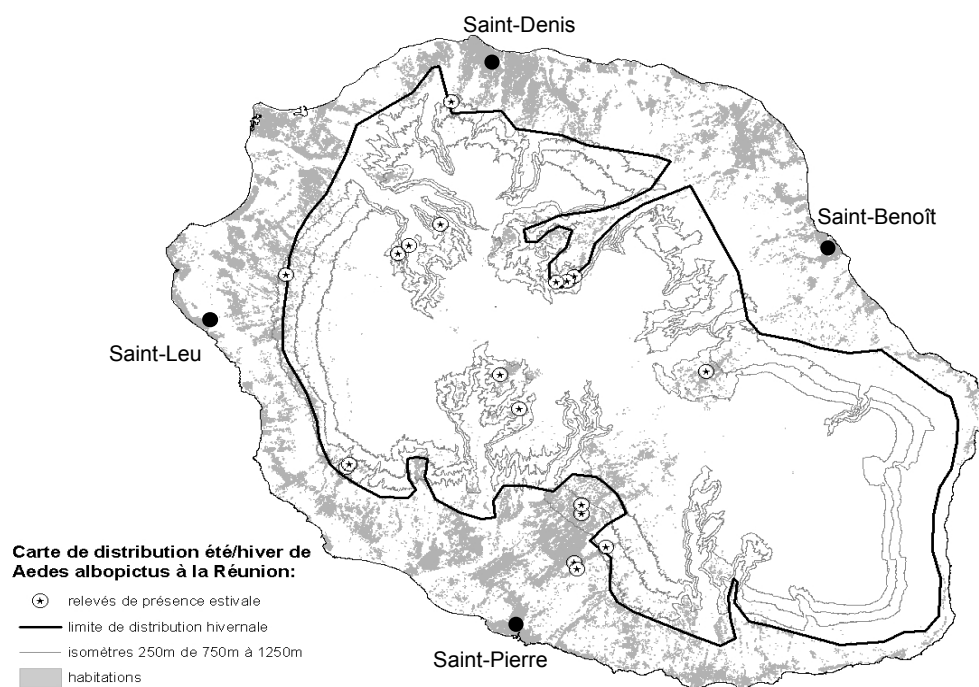


Fig. 8. Limite altitudinale hivernale d'*Ae. albopictus* à la Réunion. Les étoiles entourées d'un cercle blanc représentent les relevés les plus hauts où l'espèce a été collectée en été. Les relevés ont été réalisés durant l'été et l'hiver 2006 (D'après Delatte et al. 2008a).

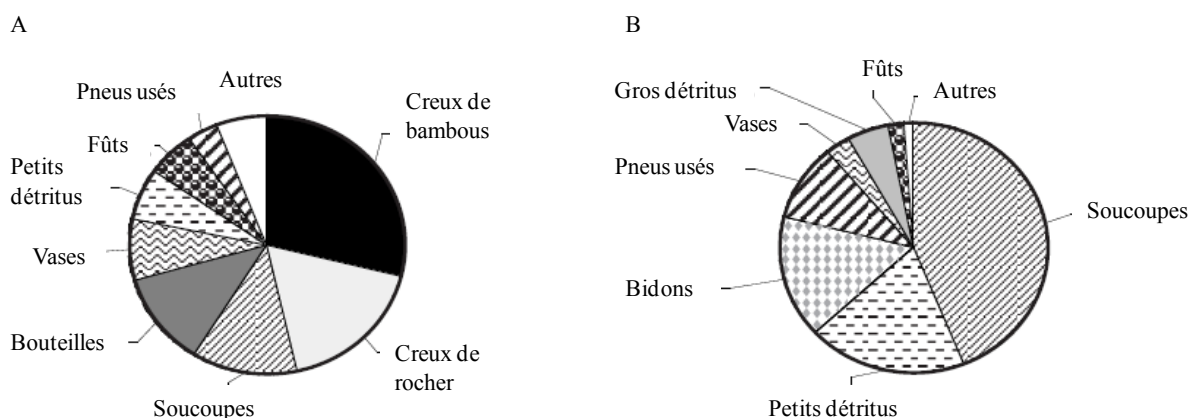


Fig. 9. Typologie des gîtes larvaires d'*Aedes albopictus* à l'île de La Réunion en zone péri-urbaine / rurale (A) et en zone urbaine (B) (D'après Delatte et al 2008b).

Une étude portant sur les préférences trophiques d'*Ae. albopictus* à La Réunion a confirmé le comportement polyphage de l'espèce. En effet les femelles sont capables de piquer une large gamme d'animaux qui comprend des mammifères (homme, souris, vache, chèvre, chien...), des oiseaux mais aussi des reptiles (gecko, caméléon) (Delatte et al. 2009). Toutefois, lorsqu'un choix est proposé entre l'homme et d'autres animaux c'est l'homme qui est significativement préféré.

III.1.2.3. *Aedes aegypti*

Après une analyse morphologique de 150 individus d'*Ae. aegypti* de La Réunion réalisée entre 2006-2008 nous avons pu identifier la forme domestique, *Ae. aegypti aegypti* (McClelland 1968) (cf. Annexe 1).

Depuis les années 50, *Ae. aegypti* est considéré comme une espèce rare dont la distribution est limitée à quelques sites ruraux sur la côte ouest de l'île en dessous de 650 m d'altitude (Hamon 1953). Un des premiers objectifs de cette thèse visait à préciser la répartition de l'espèce sur l'île et à mettre en place une population au laboratoire pour les études prévues. Pour pouvoir identifier ces sites, nous nous sommes tout d'abord renseignés auprès de la cellule de Lutte Anti Vectorielle de la DRASS qui effectue depuis des dizaines d'années des prospections sur le terrain partout dans l'île. A partir d'un historique de ces prospections nous avons été en mesure d'identifier les sites où *Ae. aegypti* était présent entre 1985 et 1986, période pendant laquelle un effort de prospection intensif a été fourni. Ainsi en 1985-86, *Ae. aegypti* a été détecté dans 13 ravines sur les 22 prospectées spécifiquement, dans deux cimetières du Nord Ouest et du Sud (Fig. 10), ainsi que dans un gîte artificiel dans la cour d'une maison en août 1985.

Entre 2007 et 2008 nous avons recherché la présence de l'espèce lors de prospections exhaustives en ciblant surtout les sites déjà identifiés. Dans les sites où l'espèce était présente, nous avons effectué des prospections mensuelles afin de mieux comprendre les variations spatio-temporelles des populations de l'espèce. Celle-ci a été trouvée dans 7 ravines sur 17 prospectées en 2007-08 avec un pattern de distribution similaire à celui observé en 1985-1986.

Nous avons toujours rencontré *Ae. aegypti* en présence d'*Ae. albopictus* au sein du même gîte, avec une seule exception dans la Ravine Trois Bassins. Nous avons effectué une étude comparative des gîtes larvaires colonisés par *Ae. aegypti* et *Ae. albopictus* dans les zones de présence d'*Ae. aegypti* en 1985-1986 et 2007-2008 (cf. Annexe 1) (Fig. 11). Entre les deux périodes d'étude, la proportion relative des gîtes contenant *Ae. aegypti* a diminué ainsi que la proportion relative des larves de cette espèce par rapport au total des larves d'*Aedes* spp. L'espèce n'a plus été retrouvée dans des gîtes

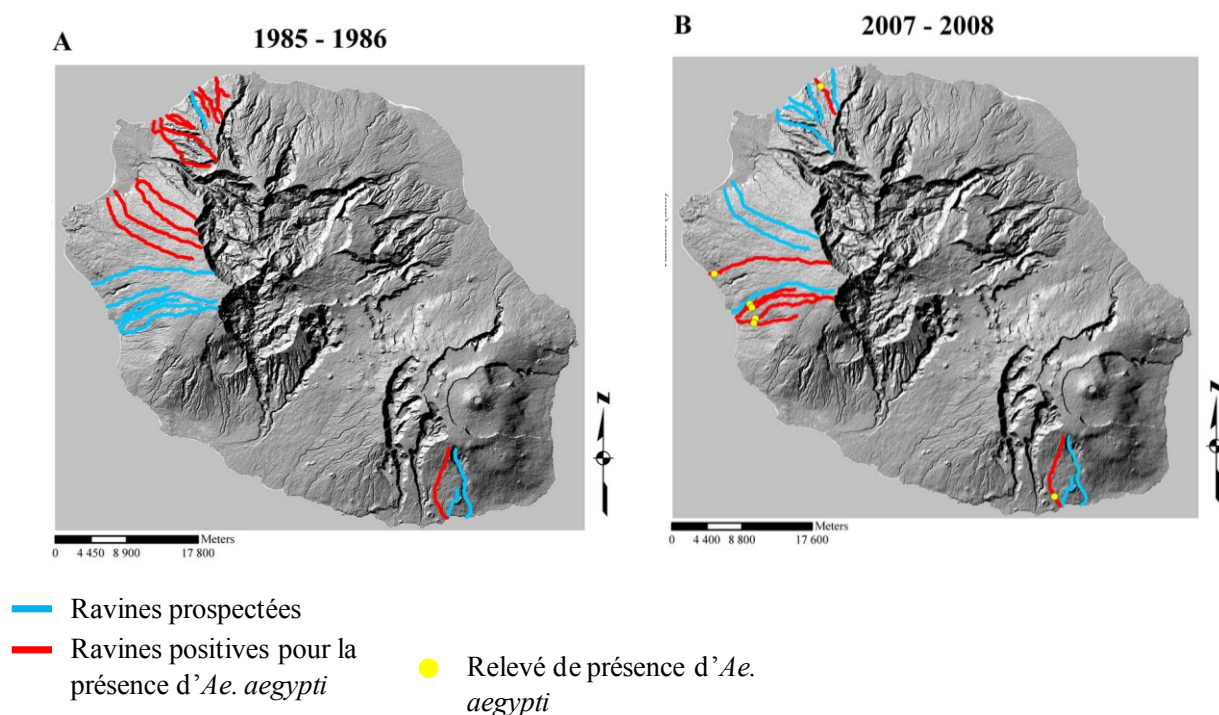


Fig 10. Carte de distribution des ravines prospectées pour la présence d'*Ae. aegypti*, pluviométrie moyenne et température moyenne maximale et minimale en 1985-86 (A), et en 2007-08 (B) à Saint-Leu (données obtenues par la BD Topo IGN et Météo France). (Bagny et al. 2009c).

artificiels en 2007-2008. Lors de nos prospections, *Ae. aegypti* a toujours été retrouvé au sein des mêmes gîtes.

Il semble bien que les populations d'*Ae. aegypti* de La Réunion tendent à diminuer depuis 50 ans. Il a toujours été suggéré que la diminution de ses populations était due à l'utilisation massive de DDT à l'intérieur des maisons dans les années 50, lors des campagnes de lutte contre les *Anopheles* (Hamon 1953, Salvan and Mouchet 1994). Les femelles d'*Anopheles* se reposant surtout à l'intérieur des maison après un repas de sang, une des méthodes de lutte largement utilisée par le passé était en effet de répandre du DDT sur les murs intérieurs des maisons. Or *Ae. aegypti* (notamment sa forme domestique) est lui aussi connu pour se reposer à l'intérieur des maisons (Christophers 1960). Il est donc logique que la plupart des auteurs aient évoqué le rôle du DDT dans son apparente régression. Cependant cette diminution des populations est intervenue si rapidement (en moins de 2 ans) que d'autres facteurs ont probablement joué un rôle important. L'introduction d'*Ae. albopictus* sur l'île peut avoir initié la décroissance des populations d'*Ae. aegypti*, comme ce fut le cas dans d'autres régions (O'Meara et al. 1995), l'utilisation du DDT accélérant ensuite le phénomène. De plus, entre 1985-86 et 2007-08, une diminution des populations d'*Ae. aegypti* a également été observée en l'absence de campagnes massives d'utilisation d'insecticides ciblant les

sites de présence d'*Ae. aegypti*. Nous avons donc cherché à savoir si que des différences de stratégies de vie avec *Ae. albopictus* ainsi que les interactions compétitives entre les deux espèces étaient à l'origine de la diminution des populations d'*Ae. aegypti* et de la distribution inhabituelle (dans des habitats naturels) de la forme domestique de cette espèce sur l'île (cf Annexe 1).

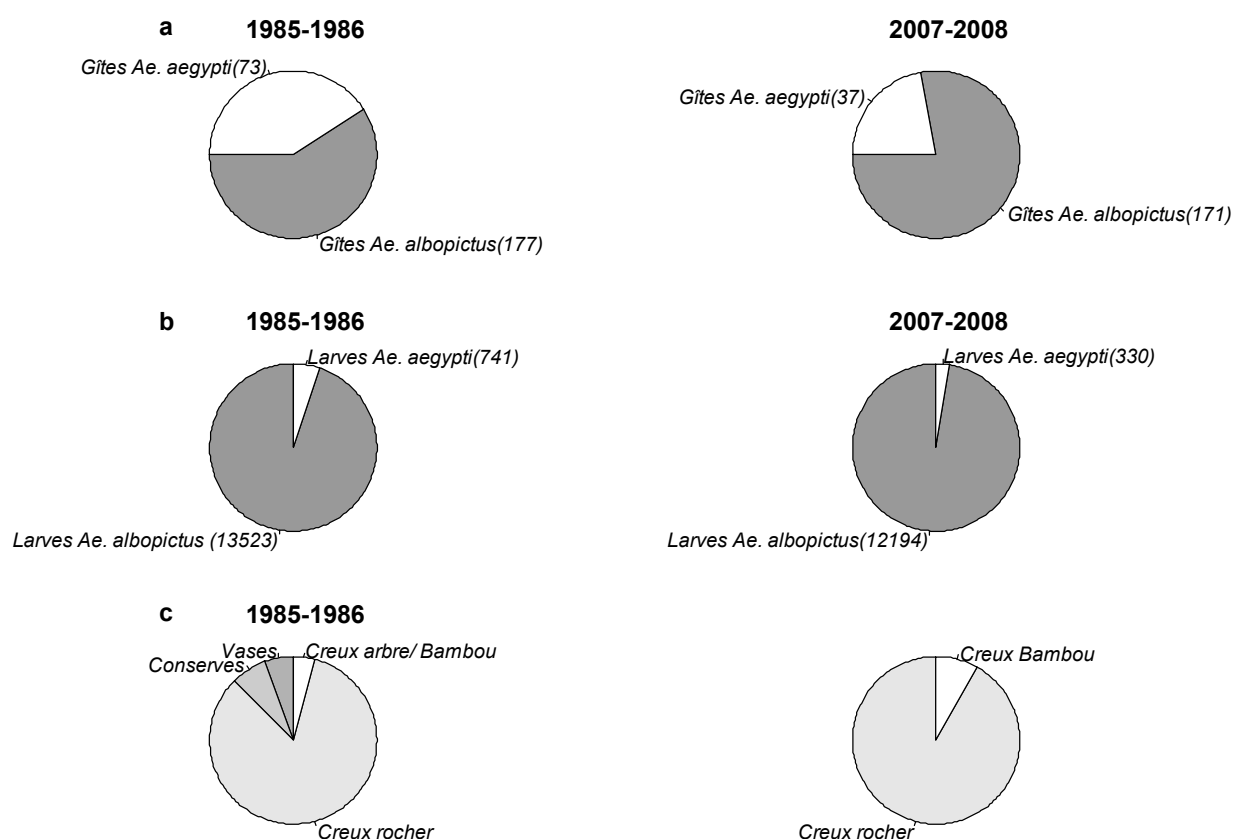


Fig. 11. a- Gîtes larvaires contenant des larves d'*Ae. aegypti* et d'*Ae. albopictus* en 1985-86 et en 2007-08. b- Abondance relative d'*Ae. aegypti* et d'*Ae. albopictus* dans les zones prospectées en 1985-86 et en 2007-2008. c- Types de gîtes larvaires échantillonnés contenant des stades immatures d'*Ae. aegypti* en 1985-86 et en 2007-08.

III.2. Mayotte

III.2.1. Situation géographique et climatique

L'île de Mayotte est une collectivité territoriale française située dans l'Océan Indien par 12°48'S et 45°09'E. C'est une île volcanique localisée à l'entrée du Canal du Mozambique à 400 Km à l'Ouest de la pointe Nord de Madagascar et à 500 Km à l'Est de la côte du Mozambique (Fig. 12). Mayotte est la plus vieille île (8 Ma) de l'archipel des Comores qui comprend également les îles de Grande Comore, Anjouan et Mohéli. C'est suite à un référendum (1975) que la population mahoraise a décidé de rester française alors que les 3 autres îles de l'archipel se regroupaient pour former la République des Comores.



Fig. 12. Mayotte et son environnement régional

Mayotte se compose de deux îles principales et d'une quinzaine d'îlots, soit 374 Km² de terres émergées. Les deux principales îles qui forment la majeure partie du territoire sont Grande Terre et Pamandzi, encore appelée Petite Terre. Grande-Terre (360 km²), au relief usé et compartimenté, culmine à 660 m au mont Bénara. Les sols sont en général fertiles mais parfois difficiles à cultiver en raison du relief. Petite-Terre (14 km²) est séparée de Grande-Terre par un bras de mer large de 1 km. C'est sur Petite-Terre que se trouvent l'aéroport et la plupart des instances administratives françaises et il est nécessaire de prendre une barge pour aller d'une île à l'autre.

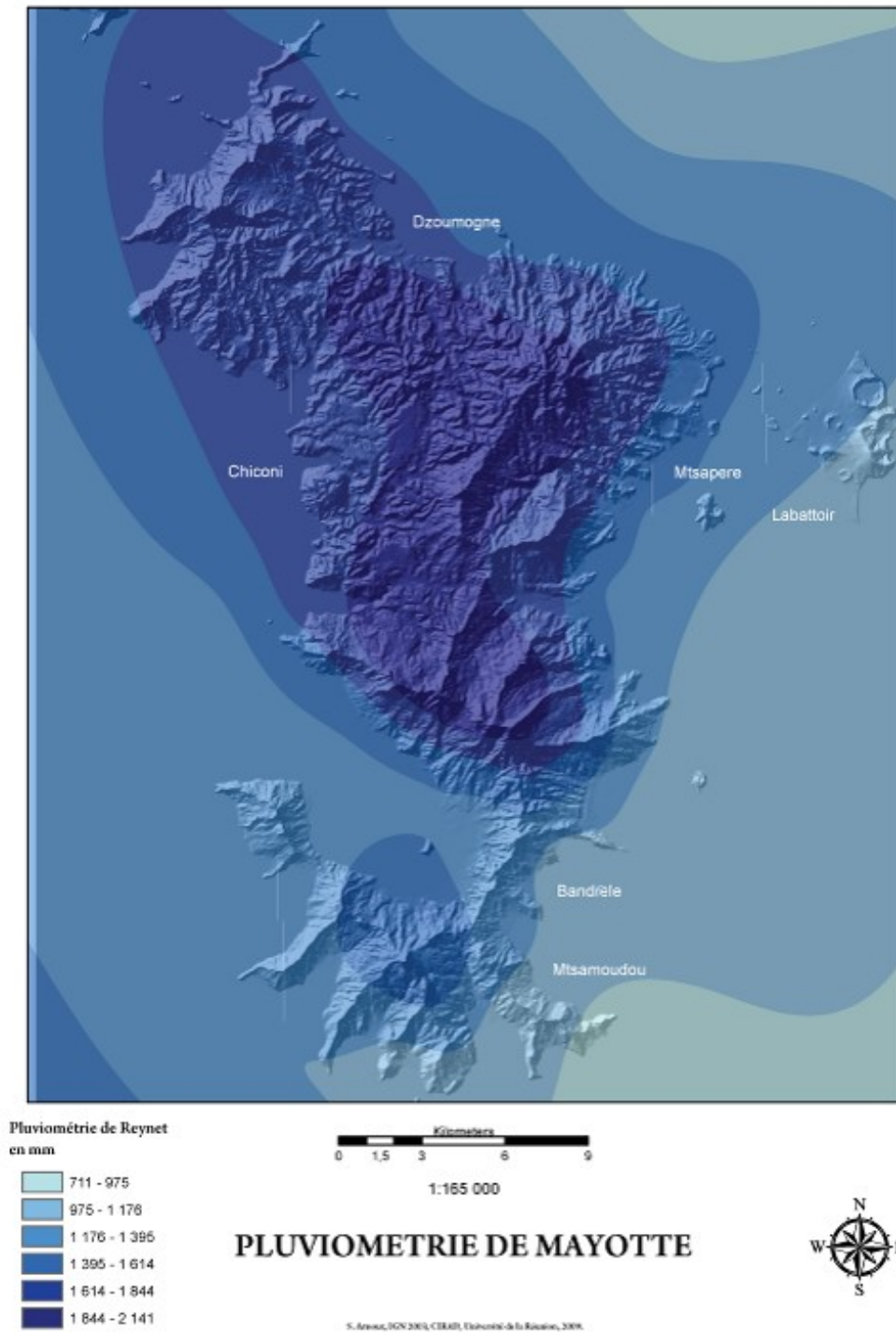


Fig. 13. Carte pluviométrique de Mayotte (Raunet 1992, Arnoux 2009)

Le climat de l'île est de type tropical maritime. Il se caractérise par de faibles variations de températures journalières, saisonnières et annuelles. Les précipitations sont abondantes (plus de 1500 mm en moyenne par an) mais la particularité du relief orienté Nord-Sud induit une dichotomie climatique. La pluviométrie varie entre 1300 mm et 1800 mm par an pour les régions du Centre, du Nord et du Nord-Ouest. Elle varie entre 800 mm et 1200 mm par an pour les régions Sud et Sud-ouest (Raunet 1992) (Fig. 13). La dynamique du climat de Mayotte dépend essentiellement du régime alterné alizés / mousson et on y distingue 2 saisons :

- une saison chaude et pluvieuse, pendant l'été austral de décembre à mars, pendant laquelle l'air qui atteint l'île a traversé l'équateur ; il est chaud (entre 23°C et 30°C) et humide (hygrométrie proche de 85%). Mayotte est rarement concernée directement par des dépressions tropicales ou par des cyclones.
- une saison plus froide et sèche, pendant l'hiver austral de juin à septembre, où les températures sont un peu plus fraîches, de 22°C à 25°C.

Ces deux principales saisons sont séparées par des intersaisons.

III.2.2. Les moustiques de Mayotte

Beaucoup de missions entomologiques et épidémiologiques ont été réalisées au cours de la première moitié du 20^{ème} siècle dans l'Archipel des Comores afin d'identifier les insectes hématophages et les parasitoses qu'ils transmettent. Brunhes (1978) propose une synthèse et une mise à jour de ces connaissances. Nous nous baserons sur cet inventaire pour présenter la faune culicidienne de l'île. Celle-ci est la plus diversifiée et la plus riche de tout l'archipel des Comores. Cette diversité provient du fait que l'île est la plus ancienne mais également de la particularité de ses sols. En effet, ceux-ci sont décomposés et imperméables ce qui favorise pendant la saison des pluies la présence de marécages et de flaques qui constituent de parfaits gîtes à moustiques.

Trente-cinq espèces de Culicidae y ont été recensées (Brunhes 1978), qui appartiennent à 8 genres : *Anopheles*, *Culex*, *Aedes*, *Eretmapodites*, *Orthopodomyia*, *Mansonia*, *Uranotaenia* et *Ficalbia*. Six espèces d'*Anopheles* sont présentes dont *An. gambiae* le principal vecteur du paludisme. L'espèce est abondante et surtout retrouvée dans les eaux de surface telles que les flaques temporaires, les prairies inondées, les trous de prélèvement de terre, ou les fossés mal drainés. L'espèce plasmodiale qui est majoritairement transmise est *Plasmodium falciparum* (dans environ 96% des cas). Il existe encore aujourd'hui une transmission permanente de la maladie sur territoire (incidence annuelle de 2,9‰ en 2007), mais elle est hétérogène (Données CIRE Réunion-Mayotte, Cellule de Veille

Epidémiologique du CHM, DIT-InVS, DASS de Mayotte). Les autres espèces d'*Anopheles* présentes ne seraient pas ou très peu impliquées dans la transmission du paludisme sur l'île. Onze espèces de *Culex* sont également présentes dont *C. quinquefasciatus*, probable vecteur de la filariose de Bancroft, qui est toutefois en diminution depuis les programmes d'administration massive de médicaments (AMM) mis en place à Mayotte dans les années 2000. Les gîtes principaux pour ces espèces peuvent être d'origine anthropique (latrines, puisards...) ou naturelle (petits estuaires) mais ils sont toujours chargés en matière organique. Toutefois la plupart des espèces de *Culex* présentes sur l'île ainsi que les espèces des genres *Uranotaenia*, *Ficalbia* et *Orthopodomyia* ne sont pas anthropophiles et ne présentent donc pas de risque pour la santé publique. Les espèces du genre *Mansonia* sont capables de piquer l'homme mais leur rareté les rend inoffensives. Celles du genre *Eretmapodites* ne sont pas des vecteurs connus de maladie mais leur agressivité et le fait que leurs piqûres sont douloureuses créent une nuisance de confort. Leurs larves se développant préférentiellement dans les noix de coco abandonnées, ces espèces se rencontrent surtout dans les zones naturelles ou semi naturelles (cocoteraies).

Enfin 7 espèces d'*Aedes* ont été mentionnées par Brunhes (1978). La plupart d'entre elles sont hématophages mais la majorité est plus zoophile qu'anthropophile. Au sein de ces espèces, *Ae. aegypti*, *Ae. fowleri*, *Ae. simpsoni*, *Ae. vittatus* et *Ae. albopictus* sont parmi les *Aedes* les plus anthropophiles: *Ae. aegypti* et *Ae. simpsoni* sont décrits sur l'île depuis très longtemps sans qu'on puisse dater précisément leur introduction sur l'île. La première mention d'*Ae. aegypti* sur l'île date de 1943 (McCarthy and Brent 1943) mais l'espèce était sans doute présente sur l'île bien avant cette date. La présence d'*Ae. albopictus* sur l'île a été signalée pour la première fois en 2001 (Girod 2004). Nous préciserons plus longuement la bio-écologie de ces trois espèces dans le Chapitre I.

Chapitre I : Dynamique des populations d'*Ae. albopictus* à Mayotte

Dans ce premier chapitre nous nous sommes intéressés aux facteurs du paysage qui conditionnent l'expansion d'*Ae. albopictus* sur une île de l'Océan Indien, Mayotte. Ce chapitre est divisé en 2 sous chapitres.

Comme nous l'avons déjà mentionné, *Ae. albopictus* a été signalé pour la première fois à Mayotte en 2001 (Girod 2004). En effet, des rapports du Service de Lutte Anti Vectorielle de la DASS de Mayotte datant de 1999 ne mentionnent pas la présence de ce moustique sur l'île. Il est donc probable que son arrivée dans l'île se situe entre 1999 et 2001. Auparavant, *Ae. aegypti* était l'espèce d'*Aedes* prédominante dans les zones rurales comme dans les zones habitées (Brunhes 1978). A la fin des années 70, Subra et Hebrard (1977) s'attendaient même à une augmentation de ses populations dans les zones habitées du fait de la bonne adaptation de cette espèce aux modifications liées à l'urbanisation, comme la multiplication des gîtes de stockage d'eau. Près de dix ans après l'arrivée d'*Ae. albopictus* à Mayotte nous nous sommes donc intéressés à la dynamique des populations de cette espèce sur l'île dans le but de comprendre les raisons de son établissement et de son expansion. La présence conjointe d'*Ae. aegypti* confère un intérêt supplémentaire à notre étude car l'introduction d'*Ae. albopictus* a causé le déclin et le déplacement de populations de la première espèce dans plusieurs régions du monde (O'Meara 1995, Juliano 1998, Braks et al. 2004). Dans le contexte épidémiologique de cette période il était également important de comprendre le rôle de ce moustique invasif, vecteur avéré du Chikungunya dans l'épidémie récente qui avait touché l'île.

Nous avons donc mis en place un protocole de prospection sur la faune culicidienne, et notamment celle des *Aedes*, présente dans les zones plus ou moins habitées. Nous avons surtout ciblé les populations larvaires afin d'identifier les gîtes responsables de la multiplication de l'espèce. Sur le terrain, les larves des espèces de la tribu la tribu des Aedini sont facilement différenciables de celles de *Culex* ou *Eretmapodites* par leur forme et leur mode de déplacement. Lors d'une prospection préliminaire, nous avons commencé par identifier les individus après émergence. Mais, fragilisées par le transport et le confinement peu de larves atteignaient le stade adulte au laboratoire, ce qui biaisait l'estimation de l'abondance et de la fréquence des espèces sur le terrain. Pour cette étude, l'ensemble des larves collectées sur le terrain ont donc été identifiées à ce même stade à l'aide d'une loupe binoculaire. Nous avons établi un plan d'échantillonnage consistant à prospecter cinq villes choisies dans différentes sous régions climatiques (nord, sud, est, ouest) sur Grande Terre et

une ville sur Petite Terre. Dans ces localités nous avons prospecté suivant un transect déterminé par un gradient zone urbaine / zone périurbaine / zone rurale en choisissant dans chaque zone dix maisons présentant au moins un gîte avec présence d'*Aedes*. La dynamique saisonnière des populations larvaires d'*Aedes* a pu être suivie grâce aux prospections réalisées en saison des pluies et en saison sèche.

Nous avons ainsi pu mettre en évidence la dominance de *Ae. albopictus* dans les zones urbaines et périurbaines. Cette espèce colonise tous types de gîtes dont les plus productifs sont les gîtes de stockage d'eau (fûts, citernes, seaux) abondants dans les cours des habitations. *Aedes aegypti* est également présent dans les villes mais en proportion inférieure, alors qu'il prédomine dans les zones les plus rurales notamment dans les creux d'arbre ou de rocher, ou encore dans les feuilles au sol. En saison sèche, *Ae. albopictus* est retrouvé dans la quasi-totalité des gîtes présents dans les zones urbaines et périurbaines échantillonnées. Du fait de sa forte présence autour des habitations et de sa forte compétence vectorielle démontrée en laboratoire pour la transmission de ce virus (Vazeille et al. 2007), il est très probable que cette espèce ait été le principal vecteur impliqué dans l'épidémie de Chikungunya à Mayotte. L'établissement de cette espèce invasive dans l'île passe par une bonne adaptation à l'environnement humain et son expansion semble avoir un impact sur les populations résidentes d'*Ae. aegypti* qui sont déplacées vers les zones les plus rurales.

Le pattern de distribution des deux espèces à Mayotte est différent de ce qui est connu dans d'autres régions du monde comme en Floride, au Brésil, à Porto Rico ou en Thaïlande (Braks 2003, Tsuda et al 2006, Cox et al 2007). Une de nos hypothèses empruntée à l'écologie du paysage, est que la dynamique des populations et des communautés est liée à la structure de l'espace. Il était donc nécessaire de caractériser avec précision le paysage mahorais, notamment la morphologie urbaine, pour appréhender au mieux les différences existant entre les zones d'étude. En outre sur le terrain, il existe des différences entre les entités urbaines échantillonnées dont nous n'arrivons pas à rendre compte. Nous voulions notamment comprendre quels paramètres de la morphologie urbaine (comme le bâti, la distance avec les zones naturelles et les zones fortement densifiées, la densité humaine...) conditionnent l'abondance relative d'*Ae. albopictus* et d'*Ae. aegypti*. Les géographes ont développé un ensemble d'outils et de concepts en analyse spatiale qui permettent de caractériser précisément le paysage. Nous avons collaboré étroitement avec l'un d'entre eux, Stéphane Arnoux (Université de la Réunion), pour définir les facteurs paysagers susceptibles d'influencer l'abondance de ces populations d'*Aedes* spp. à Mayotte. Nous avons utilisé la technique du carroyage pour partitionner l'espace. Il s'agit d'un maillage géographique permettant

d'expliquer la localisation des individus. L'utilisation de cette technique est originale pour ce type d'étude, dans la mesure où elle est surtout employée pour représenter et étudier les populations humaines, caractérisées par différents paramètres à l'échelle d'un territoire. Une analyse critique de la méthode utilisée est d'ailleurs proposée au cours de la discussion de cette partie. Les résultats obtenus sont prometteurs et montrent l'importance de la proportion du bâti de la zone, de la distance à la zone naturelle la plus proche et de la taille de la ville (liée à celle de la population) comme facteurs explicatifs du pattern d'abondance des deux espèces. L'abondance des populations d'*Ae. albopictus* est supérieure à celle des populations d'*Ae. aegypti* dans les zones les plus bâties, les plus peuplées et les plus éloignées des zones naturelles. Nous avons ainsi pu démontrer la très bonne adaptation de cette espèce invasive à l'environnement humain mahorais.

I.1. Dynamique des populations larvaires d'*Ae. albopictus* et d'*Ae. aegypti* à Mayotte

Ce sous chapitre correspond à l'article suivant :

Bagny, L., H. Delatte, N. Elissa, S. Quilici, and D. Fontenille. 2009a. *Aedes* (Diptera: Culicidae) vectors of arboviruses in Mayotte (Indian Ocean) : distribution area and larval habitats. J Med Entomol. 46:198-207.

Aedes (Diptera: Culicidae) Vectors of Arboviruses in Mayotte (Indian Ocean): Distribution Area and Larval Habitats

LEÏLA BAGNY,^{1,2,3} HÉLÈNE DELATTE,^{1,2} NOHAL ELISSA,⁴ SERGE QUILICI,¹
AND DIDIER FONTENILLE⁵

J. Med. Entomol. 46(2): 198–207 (2009)

ABSTRACT Biological invasions generally induce profound effects on the structure of resident communities. In Mayotte, where *Aedes aegypti* and *Ae. lilii* were already present, the recent introduction of *Ae. albopictus* raises public health concerns because it may affect the risk of arbovirus transmission. Entomological surveys were carried out in six locations on the island following a transect defined by a gradient from urban to rural habitats during a dry and a wet season. A total of 438 larval habitats containing *Aedes* spp. immature stages were surveyed. We evaluated the characteristics of larval habitats and analyzed the field distribution of *Aedes* spp. throughout Mayotte using generalized linear models. Artificial containers used for water storage were significantly more productive for *Ae. albopictus* immature stages than for *Ae. aegypti* ones. Most of natural larval habitats collected were colonized by *Ae. aegypti*, and it was also the most common *Aedes* species encountered in rural habitats. Conversely, *Ae. albopictus* greatly predominated in urban and suburban habitats and during the dry season. *Ae. lilii* was uncommon and occurred preferentially in leaf axillae and dead leaves on the ground. *Ae. albopictus* has rapidly colonized the inhabited areas of Mayotte. A displacement of *Ae. aegypti* populations by *Ae. albopictus* populations in urban areas might be happening. The increasing urbanization seems to greatly favor the presence of the invasive species. Thus, arbovirus surveillance programs should focus, as a priority, on areas where this vector is present because of a higher risk of emergence of an epidemic source of arboviruses.

KEY WORDS *Aedes albopictus*, *Aedes aegypti*, *Aedes lilii*, larval ecology, Mayotte

Aedes (*Stegomyia*) *aegypti* L. (Diptera: Culicidae) is native to Africa where the ancestral form, *Ae. aegypti formosus*, is sylvatic and implicated in enzootic pathogen transmission (McClelland 1968, Tabachnik and Powell 1979). The domesticated form, *Ae. aegypti aegypti*, breeding specifically in domestic environments, had spread to the Americas with the slave trade, whereas in Asia, its distribution followed trade and colonization routes (Tabachnik and Powell 1979, Halstead 2007). Now the species is considered widespread in tropical and intertropical countries between latitudes of 45° N and 35° S. *Ae. aegypti* is arguably recognized as the major vector of yellow fever and dengue viruses (Christophers 1960), which are of major importance in terms of human health: ≈2 billion humans are at risk of infection with one or more of the four dengue viruses.

Aedes (*Stegomyia*) *albopictus* (Skuse), the “Asian tiger mosquito,” is native to Southeast Asia. For the last 30 yr, this species has progressively adapted to human environments and has spread from its native area. It was first found in Albania in 1979 (Adhami and Murati 1987), and then it was recorded in the United States (Sprenger and Wuithiranyagool 1986), Brazil, and Mexico during the 1980s (Benedict et al. 2007). It was also found in Cuba, Honduras, Bolivia, Argentina, Colombia, and Paraguay between 1995 and 1998; the species is now widespread in the North and South American continents (Benedict et al. 2007). *Ae. albopictus* has also been reported in Belgium, France (Schaffner et al. 2001), Italy (Dalla Pozza and Majori 1992), and Switzerland in Europe, from Israel in the Middle East, and from Cameroon, Equatorial Guinea, and Nigeria in Africa (Hawley 1988, Gratz 2004, Benedict et al. 2007). Its colonization of new areas was facilitated by the increase in human displacements and intercontinental trades. Worldwide, the trade in used tires has been implicated as the primary dispersal mechanism of this species (Reiter 1998). Indeed, used tires constitute important laying sites in which eggs can subsist for several weeks. *Ae. albopictus* is a competent vector for at least 22 arboviruses, notably dengue (all four serotypes), Chikungunya (Vazeille et al.

¹ CIRAD, UMR “Peuplement des Végétaux et Bio-agresseur en Milieu Tropical” CIRAD/Université de la Réunion, Pôle de Protection des Plantes (3P), 7 chemin de l’IRAT, 97410 Saint-Pierre, La Réunion, France.

² IRD, UR016, 97410 Saint-Pierre, France.

³ Corresponding author, e-mail: leila.bagny@cirad.fr.

⁴ DASS, Service de Lutte Anti Vectorielle, Mamoudzou, Mayotte, France.

⁵ IRD, UR 016, “Caractérisation et contrôle des populations de vecteurs,” BP 64501, 34394 Montpellier Cedex 5, France.

2007), Ross River, LaCrosse, and others (Shroyer 1986).

Aedes aegypti and *Ae. albopictus* are both container-breeding mosquitoes found in a wide range of containers types. They are known to be very common in inhabited areas. In Southeast Asia, *Ae. aegypti* preferentially occupies artificial containers situated indoors (Christophers 1960), whereas *Ae. albopictus* breeds preferentially in natural container-like tree holes, bamboos stumps, and sometimes artificial containers like tin cans and tires (Hawley 1988). Nevertheless, in many countries with co-occurrence of these species such as Brazil, the United States, Singapore, and Cameroun (Chan et al. 1971a, Braks et al. 2003, Simard et al. 2005), *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* often share the same larval habitats. A recent study on *Ae. albopictus* microhabitats characteristics in La Réunion island showed that this species colonizes several types of water containers from artificial to natural ones and shows a preference for shady containers filled with clear water with little organic content (Delatte et al. 2008a). In its native area, the most critical factor for the occurrence of *Ae. albopictus* is the presence of vegetation (Chan et al. 1971b, Nguyen et al. 1974), which explains that this species mainly occurs in suburban and rural areas (Tewari et al. 2004). Conversely, *Ae. aegypti* is commonly encountered in urban areas in many parts of the world (Christophers 1960, Hornby et al. 1994, O'Meara et al. 1995).

The installation of *Ae. albopictus* in some islands of the southwestern Indian Ocean (ISIO) dates back to several centuries, in connection with human population migratory episodes from Southeast Asia. In La Réunion, this species was recorded for the first time in 1913 (Edwards 1920) and is now the most common *Aedes* species encountered on this island (Hamon 1953). Conversely, *Ae. aegypti* is rare in La Réunion and only persists as residual populations restricted to a few locations (Salvan and Mouchet 1994). *Ae. albopictus* is also present in Mauritius where *Ae. aegypti* is virtually absent, on the Eastern coast of Madagascar (Fontenille and Rodhain 1989), in Rodrigues, and in the Seychelles (Metselaar et al. 1980, Julvez et al. 1998). A recent study apparently mentioned changes in *Ae. albopictus* distribution in Madagascar, where it is now also found on the west coast (Delatte et al. 2008b).

In Mayotte, Brunhes (1978) recorded 35 species of Culicidae in 1978 belonging to eight genera: *Anopheles*, *Culex*, *Eretmapodites*, *Mansonia*, *Orthopodomyia*, *Ficalbia*, *Uranotaenia*, and *Aedes*. In the latter genus, he mentioned three *Stegomyia* species: *Ae. vittatus* (Bigot), *Ae. aegypti*, and *Ae. simpsoni* (Theobald). In Central Africa and Cameroon, *Ae. vittatus* preferentially develops in natural larval habitats like tree holes and is suspected to have been linked with yellow fever epidemics in Nigeria and Soudan in 1969 (Brunhes 1978). *Ae. aegypti* was recorded for the first time in Mayotte in 1943 and is suspected to have been the major vector of a supposed Dengue epidemic fever that raged throughout the island during this year (McCarthy and Brent 1943). No data in the literature

mentioned the *Ae. aegypti* form that occurred in Mayotte. *Ae. (Stegomyia) simpsoni* (Theobald) was incriminated as one of the primary vectors of yellow fever virus among primates, including humans, during the 1940s. It was probably the primary vector of yellow fever virus in Africa. Huang (1979) described *Ae. simpsoni* as a complex of at least three species: *Ae. simpsoni*, *Ae. bromeliae*, and *Ae. lilii*. *Ae. bromeliae* is common throughout most of the Afrotropical region. It is also mentioned in the Comoros archipelago (more precisely in Grande Comore). No study mentions which species of the Simpsoni complex occurs in Mayotte. Larvae of this species were encountered equally in both urban and rural areas (Brunhes 1978). The presence of *Ae. albopictus* in Mayotte was first recorded in 2001 (Girod 2004), but no information was given concerning its distribution on the island.

In 2005–2006, a Chikungunya epidemic raged in Mayotte, affecting 38% of the population (Cire Mayotte 2007). The presence of *Ae. albopictus* in the island probably played an important role in emergence of this infectious disease. In addition to ecological problems linked to the introduction of *Ae. albopictus*, some serious public health risks could have appeared because this species is an aggressive pest and an efficient disease vector (Benedict et al. 2007). Mitchell (1995) suggested that the introduction of *Ae. albopictus* in a new area could affect the resident mosquito populations and the transmission of arboviruses. The emergence of Chikungunya in Mayotte has underlined our drastic lack of knowledge on the vector's ecology. The vector implicated in the transmission of the disease has not been precisely identified, although it was most probably *Ae. aegypti* or *Ae. albopictus* because they are the major vectors known for the transmission of this virus. This study aims to determine the ecological niche that is being colonized by *Ae. albopictus* in Mayotte to better understand its adaptation to this new environment and its potential role in the transmission of Chikungunya. Our purpose was also to update the data on the distribution of *Ae. aegypti* and other *Aedes* spp. in Mayotte and to improve our knowledge of their larval ecology.

Materials and Methods

Study Area and Collection Sites. Mayotte (12°45'43 S; 45°12'25 E) is a French island (376 km²) in the Indian Ocean, belonging to the Comoros archipelago, situated in the Mozambique Channel. It is composed of two islands 1 km apart: Grande Terre, the main island, which culminates at 660 m, and Petite Terre, an islet where the airport is installed (Fig. 1). Mayotte has a maritime tropical climate with two distinct seasons: a cool and dry winter from May to October and a warmer, rainy summer from November to April.

Surveys were conducted in six localities of Mayotte chosen on Grande Terre (Mtsapere, Bandrele, Mtsamoudou, Chiconi, Dzoumogne) and Petite Terre (Labattoir).

Two entomological surveys were conducted in 2007: one during the rainy austral summer (5 to 20

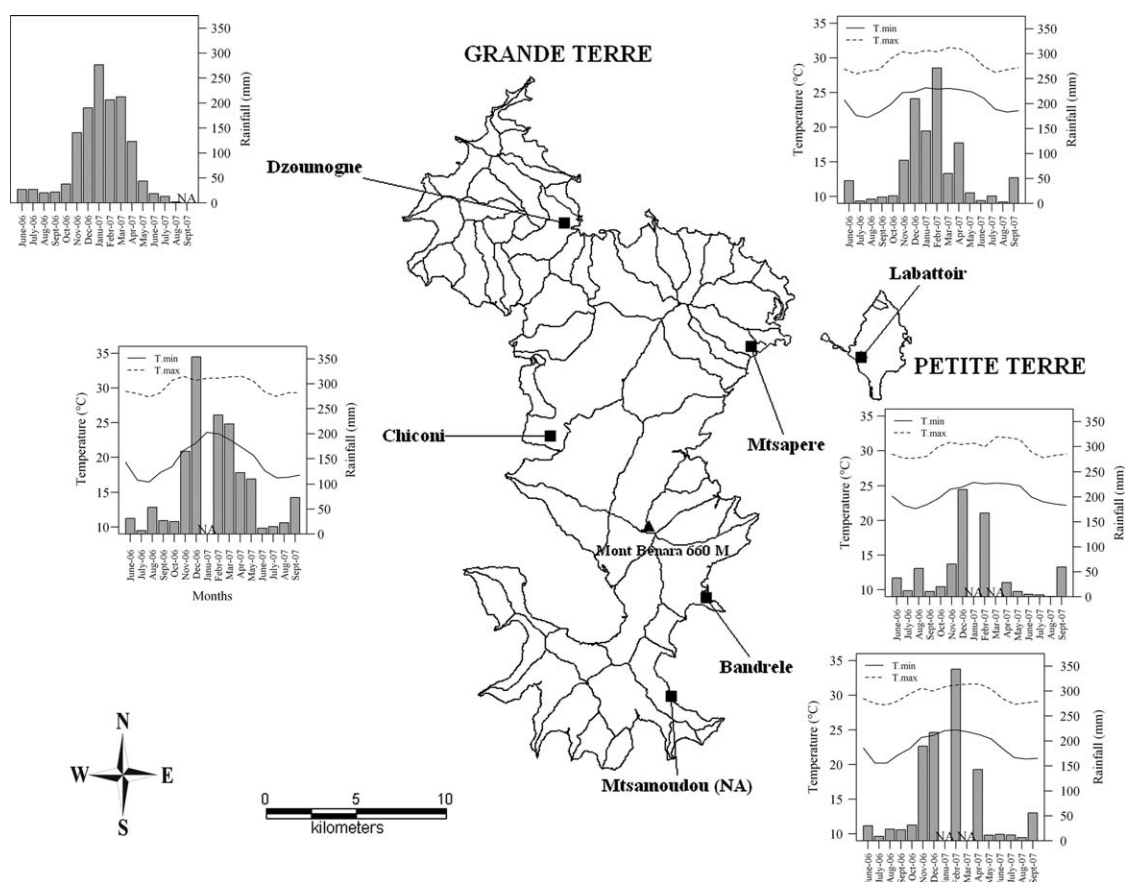


Fig. 1. Average rainfall and minimum and maximum average temperature data for the six localities sampled in Mayotte.

March 2007) and the other one during the dry winter (between 21 August and 9 September 2007). The average monthly rainfall and the average monthly minimal and maximal temperatures from June 2006 to September 2007 of five of the six locations sampled were obtained from Météo France Mayotte (Fig. 1). There is little local variation in monthly temperatures from east coast to west coast. Nevertheless, the east coast is the driest one and the west coast is the wettest (Raunet 1992). The annual rainfall in the center, the north, and the northwestern coast varies from 1,300 to 1,800 mm, whereas the south and southeastern coast receive ~800–1,200 mm rainfall per year.

In each site, sampling was performed following a transect defined by a gradient from urban, through suburban, to rural habitat. The parameters used for the characterization of habitats was the number of houses and the vegetation density. The number of houses increased from rural to urban habitat, whereas vegetation density decreased. In fact, in urban areas, the houses were close to each other with few or no vegetation in yards; in suburban areas, the houses were less numerous with more vegetation in bigger yards. Rural habitats, characterized by the absence of houses, were generally cultivated with bananas or

coconut trees. In this type of habitat, 1 ha chosen around a central point, which was georeferenced with a GPS unit (Garmin, eTrex, Romsey, United Kingdom), was thoroughly sampled. In urban and suburban areas, 10 positive georeferenced houses were sampled. A house was recorded as positive when at least one larval habitat present in the yard contained an immature stage of any *Stegomyia* spp. (*Ae. aegypti*, *Ae. albopictus*, or *Ae. simpsoni*). For each sample collected, three environmental parameters (location, type of habitat, and season) were recorded.

Sampling of Immature Stages. Only containers with *Aedes* spp. immature stages were recorded during this survey. For all of them, the depth, the width, and the volume were measured (Table 1). These microhabitats were also defined by visual characteristics like the organic content, the water quality, and the sunshine exposure.

All larvae and pupae from each mosquito-positive container were collected, counted, and brought back to the regional vector control laboratory (DASS Mayotte). Larvae were preserved in alcohol and identified with published taxonomic keys (Hopkins 1952, Brunhes 1978, Huang 1979), whereas pupae were main-

Table 1. Mean depth and width of each type of larval habitat

Larval habitats	N	Mean width (\pm SE) (cm)	Depth width (\pm SE) (cm)
Natural			
Leaf axilla	19	2.5 \pm 0.22	1.1 \pm 0.11
Snail shells	2	3.0 \pm 1.00	2.0 \pm 1.00
Coconut shells	44	6.7 \pm 0.64	2.4 \pm 0.31
Tree holes	16	6.8 \pm 0.85	12.1 \pm 8.03
Dead leaves on ground	26	7.2 \pm 0.60	1.3 \pm 0.15
Rock holes	6	10.2 \pm 2.01	3.5 \pm 0.81
Bamboo stumps	10	10.7 \pm 0.94	19.2 \pm 3.80
Artificial			
Small plastic wastes	27	5.7 \pm 0.95	3.0 \pm 0.69
Tin cans	21	7.1 \pm 0.75	2.6 \pm 0.44
Broken bottles	20	8.4 \pm 0.53	5.8 \pm 0.78
Others	25	13.6 \pm 1.76	4.4 \pm 1.22
Used tires	10	10.3 \pm 0.42	4.2 \pm 0.57
Earthenware jars	5	14.4 \pm 1.44	4.6 \pm 2.16
Cans	24	14.8 \pm 1.17	6.3 \pm 1.58
Pots	68	20.3 \pm 1.02	3.3 \pm 0.41
Buckets	46	25.9 \pm 0.89	9.8 \pm 2.05
Barrels	69	51.6 \pm 0.66	15.4 \pm 1.87

tained in the laboratory until adult emergence allowed identification. Adults of *Ae. aegypti* collected during our survey were identified morphologically as *formo-*

sus form according to McClelland's morphological criteria (McClelland 1968). Adults of the *Ae. simpsoni* complex collected during our survey were identified as *Ae. lilii* using Huang's determination key (Huang 1979).

For each type of container, the larval productivity defined as the average number of larvae per container and the pupal productivity defined as the average number of pupae per container were calculated (Fig. 2). The efficiency of a container type was also calculated and defined as the proportion of pupae produced by the container type divided by the prevalence of that container type (Table 2).

Statistical Analysis. The productivity of artificial larval habitats (also coconut shells) for larvae of both species was compared using nonparametric tests (Kruskal-Wallis rank sum test and Wilcoxon test). In fact, there were not enough natural larval habitats and larval habitats containing pupae to allow us to compare their productivity using statistical analysis. The data on *Aedes* spp. (presence or absence of *Ae. aegypti*, *Ae. albopictus*, or *Ae. lilii*) were analyzed using a generalized linear regression model (GLM) with binomial distribution and logit link as a function of all

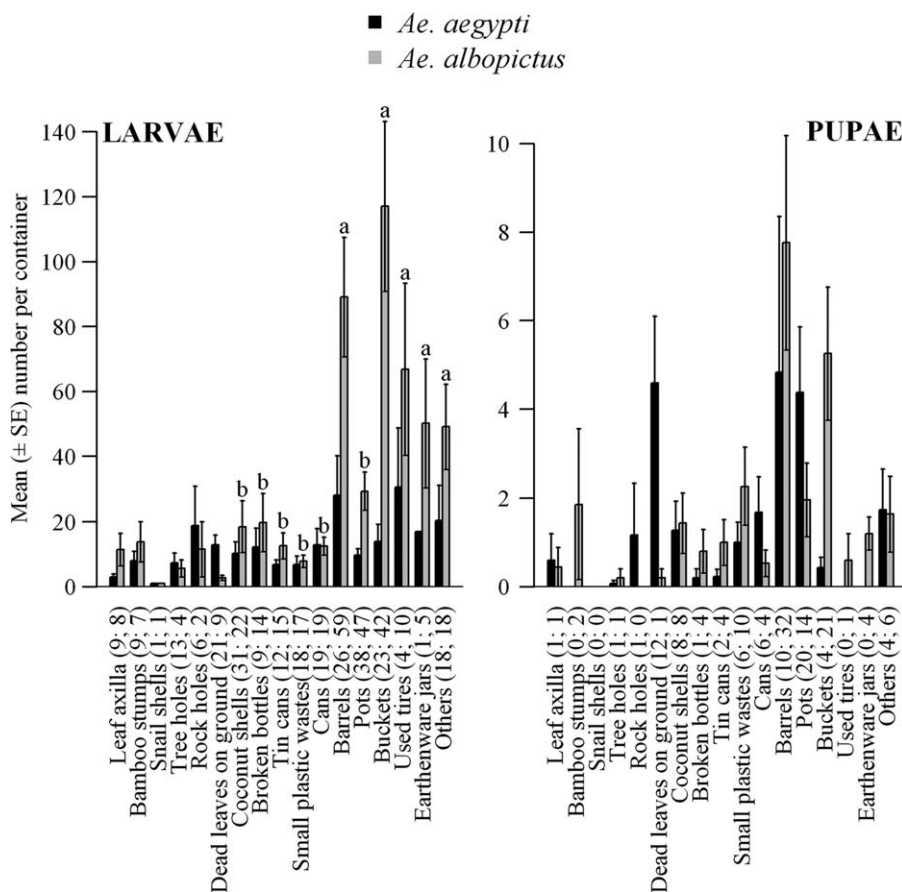


Fig. 2. Average productivity of larval habitats for *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* larvae and pupae. (a and b) Significant difference of average productivity for *Ae. albopictus* larvae (Wilcoxon test, $P < 0.05$). On the abscissa, larval habitat name followed by (n containing *Ae. aegypti*, n containing *Ae. albopictus*).

Table 2. Efficiency of larval habitats for *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus*

Larval habitats	<i>Ae. aegypti</i>				<i>Ae. albopictus</i>			
	Containers (n)	Pupae (n)	Max. ^a	Efficiency ^b	Containers (n)	Pupae (n)	Max. ^a	Efficiency ^b
Leaf axilla	1	6	6	0.8	1	4	4	0.5
Snail shells	0	0	0	0.0	0	0	0	0.0
Coconut shells	8	42	20	0.7	8	33	14	0.5
Tree holes	1	1	1	0.1	1	1	1	0.1
Dead leaves on ground	12	101	22	1.1	1	2	2	0.2
Rock holes	1	7	7	0.9	1	0	0	0.0
Bamboo stumps	0	0	0	0.0	2	13	12	0.8
Small plastic wastes	6	18	6	0.4	10	43	15	0.5
Tin cans	2	3	2	0.2	4	15	6	0.4
Broken bottles	1	2	2	0.2	4	12	7	0.3
Others	4	33	15	1.0	6	36	16	0.7
Used tires	0	0	0	0.0	1	6	6	0.7
Earthenware jars	0	0	0	0.0	4	6	2	0.2
Cans	6	32	12	0.7	4	10	5	0.3
Pots	20	197	40	1.2	14	92	36	0.8
Buckets	4	10	4	0.3	21	226	47	1.2
Barrels	10	145	106	1.8	32	489	95	1.8
Total	76	597	243		114	988	268	

^a Maximum n pupae in an individual container.

^b Efficiency = productivity (n pupae per container × 100/total pupae)/prevalence of container (n containers × 100/total containers).

environmental factors (location, type of habitat, and season), all characteristics of larval habitats and interactions. The characteristics studied were type of developmental site (artificial or natural), clearness of water (clear, tinted, turbid), organic content rate (small, medium, high), shade (yes, no), depth (small: <3 cm; medium: 3–9.9 cm; high: >10 cm), width (very small: <5 cm; small: 5–10 cm; medium: 10–20 cm; high: 20–40 cm; very high: >40 cm), and volume (very small: <100 ml; small: 100–500 ml; medium: 500–1,000 ml; high: 1,000–10,000 ml; very high: >10,000 ml). Four generalized logistic models were built to explain the following binary variables: larval habitats with only *Ae. aegypti*, larval habitats with only *Ae. albopictus*, larval habitats with both species, and larval habitats with *Ae. lili*.

We used the backward/forward stepwise procedures, which used Akaike's Information Criterion (AIC), to obtain the best model (Burnham and Anderson 1998). The AIC value changed between models tested, and the model with the lowest AIC value represented the best model fit (Burnham and Anderson 1998). We started from the most complex model (including environmental factors and characteristics of larval habitats). The best model resulting enabled us to predict the relative frequencies of *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti* corresponding to the proportion of microhabitats with *Ae. albopictus* or *Ae. aegypti* of all larval habitats collected containing *Aedes* spp. immature stages.

The effects of nonsignificant factors were analyzed by one-way analysis of variance (ANOVA) made on a linear model built from the residuals of the GLM. The best model was given directly by the function step.

Results

In total, 438 water collections containing immature stages of *Ae. albopictus*, *Ae. aegypti*, or *Ae. lili* were

examined from the six locations sampled, among which 428 (97.7%) were colonized by immature stages of *Ae. aegypti* or *Ae. albopictus*. Only a few larval habitats were found to contain *Ae. lili* (59/438; i.e., 13% of samples). Less than 10 larval habitats containing *Ae. vittatus* were found in rural areas in tree holes during the rainy season. The presence of this species in our sampling was so rare that we will not mention it in this paper. *Ae. albopictus* was more common than *Ae. aegypti* and occurred in 315 larval habitats compared with 276 for *Ae. aegypti*. Both species were found together in 37% of the larval habitats sampled (163/438). The presence of both species was conditioned by environmental factors (season, location, and habitats). In fact, the best model resulting from the most complex model included only environmental variables as significant factors for the presence of species.

Characteristics of Larval Habitats of *Aedes* spp. Larval habitats sampled were classified and characterized depending on their nature, width, and depth (Table 1). There were 316 artificial containers and 122 natural containers. More than 75% of the natural larval habitats collected, particularly coconut shells and dead leaves on the ground, were occupied by *Ae. aegypti*. *Ae. albopictus* was significantly more frequent in artificial containers and was rarely found in natural larval habitats except coconut shells (proportion test, $P < 0.0005$). *Ae. lili* was most common in natural larval habitats (54%) such as leaf axillae and dead leaves on the ground.

Indeed, each type of larval habitats did not show the same productivity for both species (Fig. 2). Artificial sites produced significantly more *Ae. albopictus* larvae than *Ae. aegypti* larvae (Wilcoxon test, $P < 0.05$). Larval habitats containing *Ae. aegypti* larvae produced between 3 and 31 larvae on average; the mean productivity of these breeding sites (i.e., the average number of larvae per container) did not significantly

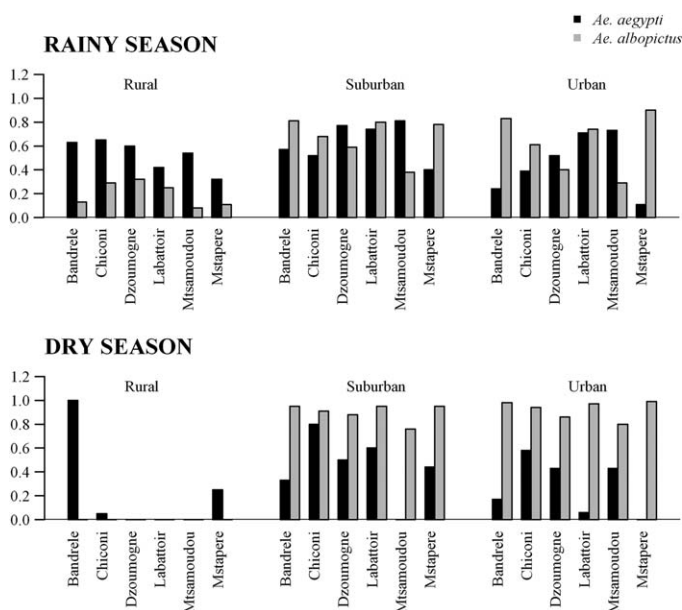


Fig. 3. Estimated relative frequency of larval habitats containing *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* during the rainy and dry seasons in each location for each habitat.

differ from each other (Kruskal-Wallis rank sum test, $P > 0.05$; Fig. 2). For *Ae. albopictus*, two groups of larval habitats with a significant difference in productivity could be observed (Kruskal-Wallis rank sum test, $P < 0.05$; Wilcoxon test, $P < 0.05$). The first group, with a mean depth < 5.5 cm, was composed of coconut shells, broken bottles, tin cans, small plastic wastes, cans, and pots that produced between 5 and 33 larvae on average. The second group, with a mean width > 13 cm, was composed of wider artificial containers such as barrels, buckets, used tires, earthenware jars, and voluminous wastes, which produced on average > 40 larvae (Fig. 2; Table 1).

Dead leaves on the ground, barrels, and pots produced the highest quantity of *Ae. aegypti* pupae, and they also showed the highest container efficiencies (> 1). For *Ae. albopictus*, barrels and buckets were the most productive for pupae, and they were the most efficient containers. Nevertheless, because only a few of the larval habitats sampled contained pupae, no significant differences between containers productivity for *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti* pupae were found (Fig. 2).

To understand precisely the effects of characteristics of larval habitats, we built a linear model from residuals of our best model. This linear model showed that occurrence of *Ae. albopictus* in a larval habitat depends on the depth and organic content observed for the container. This species was more often found in larval habitats with a depth > 10 cm and a low organic content rate. Larval habitat characteristics were not discriminating enough to explain the presence of *Ae. aegypti*. The co-occurrence of both species in a larval habitat depended on width and organic content rates observed. They were commonly found

together in wide containers (20–40 cm) with a high organic content rate. *Ae. lilii* occurrence in a larval habitat depended on the nature of this site and the presence of *Ae. aegypti* in it. Seventy-six percent of larval habitats containing this species also contained *Ae. aegypti* immature stages.

Distribution of *Aedes* spp. We used GLM to fit presence/absence of species as a function of season, location, habitat, and interactions. Our model enabled us to predict the relative frequencies of *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti* for all seasons, locations, and habitats. They are presented in Fig. 3, and they correspond to the frequency (relative to *Aedes* spp.) of *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* in locations and habitats during each season.

During the rainy season, *Aedes* spp. were found in all locations and habitats sampled (Fig. 3). There were significantly more larval habitats collected with *Ae. aegypti* immature stages than larval habitats with *Ae. albopictus* (228 and 200, respectively; proportion test, $P < 0.02$). During the dry season, there were significantly fewer larval habitats found (123 instead of 315 during the rainy season).

The relative frequency of *Ae. aegypti* was best fitted by the model that included all environmental factors season, habitat, and location and interactions between habitat, location, and season. Therefore, the frequency of occurrence of *Ae. aegypti* depended on the habitat, the location, and the season considered at the same time. This species was present in all locations and habitats during the rainy season, but it was the most common *Aedes* encountered in rural areas. It was found in $> 80\%$ of larval habitats sampled in this habitat. Relative frequency of *Ae. aegypti* decreased during the dry season, but it was still the most common

species in rural areas even if just few larval habitats were collected there. Indeed, *Ae. aegypti* was also found in urban habitats (relative frequency > 50%) at three of the six locations during the rainy season: Dzoumogne, Labattoir, and Mtsamoudou.

For *Ae. albopictus*, the factors season, habitat, location, and interactions season and habitat and location and habitat were all significant, which implies that the relative frequency of *Ae. albopictus* also depends on habitat, season, and location at the same time. *Ae. albopictus* was relatively rare in rural habitats but largely present in other habitats across all locations (it occurred in 115 larval habitats of 122 sampled); it was the most frequent *Aedes* species encountered in urban and suburban habitats. It occurred in >80% of larval habitats sampled in these types of habitat during the rainy season in Bandrélé, Labattoir, and Mtsapéré. During the dry season, the relative frequency of *Ae. albopictus* in urban and suburban habitats significantly increased in all locations (proportion test, $P < 0.05$), and it was found in >80% of *Aedes* larval habitats collected there.

The significant factors for co-occurrence of both species were season, habitat, location, and the interactions season and habitat and season and location. Larval habitats with both species predominated in suburban areas during the rainy and dry seasons. During the rainy season, >40% of *Aedes* spp. larval habitats collected in suburban areas contained immature stages of both species simultaneously.

The relative frequency of *Ae. lilii* was best fitted by the model that included all environmental factors season, habitat, and location. Eighty-eight percent of larval habitats containing *Ae. lilii* were found during the rainy season. It occurred mainly in rural (47%) and suburban habitats (42%).

Discussion

This study updates *Stegomyia* distribution in Mayotte and preferential habitats of the invasive species *Ae. albopictus*, 6 yr after its first record on the island. This species has now spread throughout Mayotte, and it has been found in all locations and habitats of the island. Nevertheless, it is difficult to assess the date of introduction of *Ae. albopictus* in Mayotte because no entomological detailed data had been recorded between 1977 and 2000. It probably occurred during the invasion phase of this species all over the world, i.e., during 1980–2000 (Hawley 1988, Lounibos 2002).

During our survey, *Ae. albopictus* predominated in urbanized habitats, whereas *Ae. aegypti* and *Ae. lilii* were most common in rural ones. In Southeast Asia, where *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* also live in sympatry, they rarely share exactly the same habitat (Hawley 1988). In fact, *Ae. albopictus* is mainly found in rural areas (Tsuda et al. 2006) and in outdoor larval sites (Hawley 1988, Thavara et al. 2001), whereas *Ae. aegypti* that has invaded occurs principally in urban habitats (Harrington et al. 2001). In these regions, the increase in abundance of *Ae. aegypti* was accompanied by a decrease in the abundance of the native *Ae.*

albopictus (Rudnick and Hammon 1960, Gilotra et al. 1967, Chan et al. 1971a, Hawley 1988). The displacement of *Ae. albopictus* by *Ae. aegypti* in Southeast Asia may have been caused by the destruction of *Ae. albopictus* rural habitats with a concomitant increase in urban habitat more suitable for *Ae. aegypti* with more indoor sites (Chan et al. 1971b, Hawley 1988). In Brazil and Florida (O'Meara et al. 1995, Braks et al. 2003, Lima-Camara et al. 2006), in Puerto Rico (Cox et al. 2007), and in most countries where *Ae. albopictus* was the invader, the same scenario happened: *Ae. albopictus* was very common in more rural habitats and *Ae. aegypti* seemed to be more adapted to urban ones. To explain displacement occurring in these different countries, some authors hypothesized a competitive interaction between *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti*, the outcome of which depends on areas and species strains considered (Rudnick and Hammon 1960, Gilotra et al. 1967, Braks et al. 2003).

In Mayotte, the distribution of both species is different from elsewhere, probably because of the occurrence of *Ae. aegypti formosus* instead of *Ae. aegypti aegypti*, even if the species seems to be adapted to urban areas in this island. To understand the situation in Mayotte, two hypotheses can be made. First, we can hypothesize that the arrival of *Ae. albopictus* in the island could have occurred in parallel with its urbanization, inducing this species to settle down in an available niche that was probably under colonization by *Ae. aegypti* (Subra and Hebrard 1977). Moreover, in this island, even in urban areas, most of the larval habitats are situated outdoors, which is described to be *Ae. albopictus* favorite sites to develop (Hawley 1988, Thavara et al. 2001). The second hypothesis supposes a competitive displacement from urban to rural habitat of *Ae. aegypti* population that had colonized urban areas before *Ae. albopictus*. To test these hypotheses, further studies would be necessary. Nevertheless, it will be difficult to describe precisely what occurred in Mayotte considering the lack of data on the distribution and abundance of *Ae. aegypti* there before the arrival of *Ae. albopictus*.

We identified *Ae. lilii* in Mayotte using Huang's determination key (Huang 1979). This species occurs across Africa but is less common than the two others species of the complex. It has been described in southeastern Sudan, in western Ethiopia, and in the south of Uganda. Larvae of *Ae. lilii* have been collected from axils of sanseveria (Liliaceae) in Uganda. Females of this species are not known to bite humans (Huang 1979), and, during our field samplings, we have never been bitten by females of this species. In our study, *Ae. lilii* was mainly found in natural larval habitats as is the case for other species of the complex in central Africa and Cameroon (Pajot 1976, 1978). The occurrence of this rural species in Mayotte is rare, and its lack of interest for human blood does not rank it as an important arbovirus vector on the island.

Restrictive abiotic factors (such as temperature and humidity) could also explain the spatial or temporal segregation between *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus*. In fact, in Madagascar, Fontenille and Rodhain (1989)

made this hypothesis because *Ae. albopictus* was found on the wetter coast and *Ae. aegypti* on the drier one. Juliano et al. (2002) proposed that warm dry climates favor *Ae. aegypti* by alleviating the effects of competition from *Ae. albopictus* through differential mortality of *Ae. albopictus* eggs. However, in our survey, *Ae. albopictus* prevailed throughout the year, even during the dry season at a relatively constant level, perhaps because its major larval habitats were human-made water storage containers used for ablution, which were regularly filled with water. These containers (barrels and buckets) were the most common larval habitats encountered in premises yards in a close space used for ablution and in urban and suburban areas. However, *Ae. aegypti* populations, breeding primarily in natural sites outdoors, were markedly affected in the dry season when these sites are mostly dry. This species might survive at the egg stage during this season because this stage is more resistant to desiccation (Juliano et al. 2002).

In Mayotte, *Ae. albopictus* was more frequently found to develop in artificial larval habitats. This result contrasts with previous studies from Southeast Asia where this species is mentioned in a wide range of container types from natural to artificial (Hawley 1988), with a preference for natural larval habitats like bamboo stumps and tree holes. Many studies also described used tires as one of the main larval habitats and presumably one of the most productive for *Ae. albopictus* (Adhami and Reiter 1998, Reiter 1998). In many countries, used tires and barrels were also predominant containers with observed pupal presence (Mori 1979, Focks et al. 1995, Focks and Alexander 2006, Delatte et al. 2008a), which is similar to our findings except for used tires. In our survey, few used tires were sampled because they were not frequent in yards. Among natural larval habitats sampled, coconut shells were the most common natural larval habitats encountered in rural but also in urban and suburban areas as coconut constitutes a staple food for local population. Coconut husks are usually kept outdoors near houses for long periods of time and are usually infested by *Aedes* spp. or *Eretmapodites* spp., especially during the rainy season. They were also considered to be one of the highly productive larval habitats for *Ae. albopictus* in Samui Island in Thailand (Thavara et al. 2001).

In general, an exotic species succeeds in colonizing new regions because of both its capacity to adapt to new environmental conditions and to compete with preexisting species. Most available studies suggest that the invasion by *Ae. albopictus* triggers a decline in the abundance of *Ae. aegypti* and may even lead to its disappearance because both species often share the same larval habitat. A competitive displacement of *Ae. aegypti* by *Ae. albopictus* has been well documented, especially in North America (Hobbs et al. 1991, O'Meara et al. 1995, Lounibos et al. 2002). In Mayotte, *Ae. albopictus* distribution range has extended rapidly. Indeed, *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti* often co-occurred in the same habitats (in >37%), suggesting that these species overlap considerably in habitat use and

could encounter one another frequently as larvae. Therefore, biotic interactions between these two species like interspecific competition might also explain the observed distribution for both *Aedes* species after *Ae. albopictus* invasion, and laboratory studies are needed to test this hypothesis. Mayotte constitutes a very interesting study area where long-term surveillance should be carried out to follow the evolution of the situation between these two species.

Aedes aegypti, recorded as the vector of dengue epidemics that occurred in Mayotte in 1943 (McCarthy and Brent 1943), is common in anthropogenic areas during the rainy season and must still be considered important in terms of public health. However, particular attention must be paid to *Ae. albopictus*, which is now widespread in Mayotte, with a distribution closely related to human population concentrations, whatever the season. Its presence in the island is obviously a major concern for public health, increasing the risk of both the introduction and further transmission of arboviruses (Gubler 2003). The importance of *Ae. albopictus* as an epidemic vector of human pathogens has rarely been shown out of its area of origin and its presence may modify indigenous arboviruses transmission. This species has been the major vector, perhaps the only one, for the transmission of Chikungunya virus in Italy (Beltrame et al. 2007), in Central Africa, in Réunion Island, in Mauritius, and probably in Madagascar (Reiter et al. 2006, Schuffenecker et al. 2006). It has likely been largely implicated in the Chikungunya epidemics observed in Mayotte in 2005–2006, at least for the cases that arose in urban and suburban areas, where *Ae. albopictus* is the dominant species. The only known strategy for reducing arboviruses transmission aims at reducing vector populations, which is achieved through interventions in the most productive water containers. The measure of efficiency determined the relative contribution of a container type to mosquitoes density taking into account the number of pupae produced and the frequency of the container. For *Ae. aegypti*, pots and barrels produced >55% of total pupae collected, and for *Ae. albopictus*, barrels and buckets produced >60% of total pupae collected. Therefore, mechanic control of these larval habitats (i.e., covering or draining them) might be the most appropriate vector control measures. Such a strategy requires strong community participation of the local population in vector controls by increasing communication and sanitary education. Conversely, the control of *Ae. aegypti*, which develops mainly in natural larval habitats on the island, might be more difficult.

Acknowledgments

The authors thank M. Malivert and the four technicians of the regional vector control laboratory of Mayotte (Ela, Ismaël, Miki, and Hassani) for invaluable help with the field work and the laboratory work. This work was founded in part by CIRAD, the "Conseil Régional de la Réunion," the EU, and "Direction Départementale des Affaires Sanitaires et Sociales (DASS Mayotte)."

References Cited

- Adhami, J., and N. Murati. 1987. Presence of the mosquito *Aedes albopictus* in Albania. *Rev. Mjekesore* 1: 13–16.
- Adhami, J., and P. Reiter. 1998. Introduction and establishment of *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* Skuse (Diptera: Culicidae) in Albania. *J. Am. Mosq. Contr.* 14: 340–343.
- Beltrame, A., A. Angheben, Z. Bisoffi, G. Monteiro, S. Marocco, G. Calleri, F. Lipani, F. Gobbi, F. Canta, F. Castelli, M. Gulletta, S. Bigoni, V. Del Punta, T. Lacovazzi, R. Romi, L. Nicoletti, M. G. Ciufolini, G. Rorato, C. Negri, and P. Viale. 2007. Imported Chikungunya infection, Italy. *Emerg. Infect. Dis.* 13: 1264–1265.
- Benedict, M. Q., R. S. Levine, W. A. Hawley, and L. P. Lounibos. 2007. Spread of the tiger: global risk of invasion by the mosquito *Aedes albopictus*. *Vector-Borne Zoon. Dis.* 7: 76–85.
- Braks, M.A.H., N. A. Honorio, R. Lourenco-De-Oliveira, S. A. Juliano, and L. P. Lounibos. 2003. Convergent habitat segregation of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in southeastern Brazil and Florida. *J. Med. Entomol.* 40: 785–794.
- Brunhes, J. 1978. Faune entomologique de l'archipel des Comores, pp. 1–246. Mémoires du Museum d'histoire naturelle Série A, Zoologie, Paris, France.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 1998. *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer, New York.
- Chan, Y. C., K. L. Chan, and B. C. Ho. 1971a. *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes albopictus* (Skuse) in Singapore-city. 1. Distribution and density. *Bull. W.H.O.* 44: 617–627.
- Chan, K. L., B. C. Ho, and Y. C. Chan. 1971b. *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes albopictus* (Skuse) in Singapore city. 2. Larval habitats. *Bull. W.H.O.* 44: 629–633.
- Christophers, S. R. 1960. *Aedes aegypti* (L.) the yellow fever mosquito: its life history, bionomics and structure. Cambridge University Press, London, United Kingdom.
- Cox, J., M. E. Grillet, O. M. Ramos, M. Amador, and R. Barrera. 2007. Habitat segregation of dengue vectors along an urban environmental gradient. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 76: 820–826.
- Dalla Pozza, G., and G. Majori. 1992. First record of *Aedes albopictus* establishment in Italy. *J. Am. Mosq. Contr.* 8: 318–320.
- Delatte, H., J.-S. Dehecq, J. Thiria, C. Domerg, C. Paupy, and D. Fontenille. 2008a. Geographic distribution and developmental sites of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) during a Chikungunya epidemic event Vector-Borne Zoon. Dis. 8: 25–34.
- Delatte, H., C. Paupy, J.-S. Dehecq, J. Thiria, A. B. Failloux, and D. Fontenille. 2008b. *Aedes albopictus*, vecteur de Chikungunya et Dengue à La Réunion: biologie et contrôle. *Parasite* 15: 1–11.
- Edwards, F. W. 1920. Notes on the mosquitoes of Madagascar, Mauritius and Reunion. *Bull. Entomol. Res.* 11: 132–138.
- Focks, D., and N. Alexander. 2006. Multicountry study of *Aedes aegypti* pupal productivity survey methodology. TDR (Special Programme for Research and Training in Tropical Diseases), Geneva, Switzerland.
- Focks, D. A., E. Daniels, D. G. Haile, and J. E. Keesling. 1995. A simulation model of the epidemiology of urban Dengue fever: literature analysis, model development, preliminary validation, and samples of simulation results. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 53: 489–506.
- Fontenille, D., and F. Rodhain. 1989. Biology and distribution of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* in Madagascar. *J. Am. Mosq. Contr.* 5: 219–225.
- Gilotra, S. K., L. E. Rozeboom, and N. C. Bhattach. 1967. Observations on possible competitive displacement between populations of *Aedes Aegypti* Linnaeus and *Aedes Albopictus* Skuse in Calcutta. *Bull. W.H.O.* 37: 437–446.
- Girod, R. 2004. First record of *Aedes albopictus* in Mayotte Island, Comoros archipelago. *Parasite* 11: 74.
- Gratz, N. G. 2004. Critical review of the vector status of *Aedes albopictus*. *Med. Vet. Entomol.* 18: 215–227.
- Gubler, D. J. 2003. *Aedes albopictus* in Africa. *Lancet Infect. Dis.* 3: 751–752.
- Halstead, S. B. 2007. Dengue virus-mosquito interactions. *Annu. Rev. Entomol.* 53: 15.1–15.19.
- Hamon, J. 1953. Etudes biologique et systématique des Culicidae de l'île de La Réunion. *Mem. Inst. Scient. Madagascar* 4: 521–541.
- Harrington, L. C., J. D. Edman, and T. W. Scott. 2001. Why do female *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) feed preferentially and frequently on human blood? *J. Med. Entomol.* 38: 411–422.
- Hawley, A. H. 1988. The biology of *Aedes albopictus*. *J. Am. Mosq. Contr.* 4: 1–40.
- Hobbs, J. H., E. A. Hugues, and B.H.I. Eichold. 1991. Replacement of *Aedes aegypti* by *Aedes albopictus* in Mobile, Alabama. *J. Am. Mosq. Contr.* 7: 488–499.
- Hopkins, G.H.E. 1952. Mosquitoes of the Ethiopian region. I. Larval bionomics of mosquitoes and taxonomy of culicinae larvae, 2nd ed, pp. 1–355. British Museum Natural History, London, United Kingdom.
- Hornby, J. A., D. E. Moore, and T. W. Miller, Jr. 1994. *Aedes albopictus* distribution, abundance, and colonization in Lee County, Florida and its effect on *Aedes aegypti*. *J. Am. Mosq. Contr.* 10: 397–402.
- Huang, Y.-M. 1979. *Aedes* (Stegomyia) *simpsoni* complex in the Ethiopian region with lectotype designation for *simpsoni* (Theobald) (Diptera: Culicidae)? *Mosq. Syst.* 11: 221–233.
- Juliano, S. A., G. F. O'Meara, J. R. Morrill, and M. M. Cutwa. 2002. Desiccation and thermal tolerance of eggs and the coexistence of competing mosquitoes. *Oecologia (Berl.)* 130: 458–469.
- Julvez, J., C. Ragavoodoo, A. R. Gopaul, and J. Mouchet. 1998. Maladies humaines transmises par les culicidés dans les îles du sud-ouest de l'Océan Indien. *Bull. Soc. Path. Ex.* 91: 88–103.
- Lima-Camara, T. N., N. A. Honório, and R. Lourenço-de-Oliveira. 2006. Frequency and spatial distribution of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera, Culicidae) in Rio de Janeiro, Brazil. *Cad Saude Publica* 22: 2079–2084.
- Lounibos, L. P. 2002. Invasions by insect vectors of human disease. *Annu. Rev. Entomol.* 47: 233–266.
- Lounibos, L. P., S. Suarez, Z. Menendez, N. Nishimura, R. L. Escher, S. M. O'Connell, and J. R. Rey. 2002. Does temperature affect the outcome of larval competition between *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*? *J. Vector Ecol.* 27: 86–95.
- McCarthy, D. D., and R. H. Brent. 1943. An account of an outbreak of Dengue fever in Dzaoudzi, Comoro Islands, January, 1943. *East Afr. Med. J.* 20: 293–298.
- McClelland, G.A.H. 1968. Variation in scale pattern of the abdominal tergum of *Aedes aegypti* (L.). Worldwide survey of populations with particular reference to East Africa. World Health Organization, Geneva, Switzerland.
- Metselaar, D., C. R. Grainger, K. C. Oei, D. G. Reynolds, and M. Pudney. 1980. An outbreak of type 2 dengue fever in the Seychelles probably transmitted by *Aedes albopictus* (Skuse). *Bull. OMS.* 58: 937–943.

- Mitchell, C. J. 1995. The role of *Aedes albopictus* as an arbovirus vector. *Parasitologia* 37: 109–113.
- Mori, A. 1979. Effects of larval density and nutrition on some attributes of immature and adult *Aedes albopictus*. *Trop. Med.* 21: 85–103.
- Nguyen, D. Q., V. R. Dinh, and C. Y. Chow. 1974. *Aedes* surveillance in the republic of the Vietnam, Southeast Asia. *J. Trop. Med. Publ. Health.* 5: 569–573.
- O'Meara, G. F., L. F. Evans, A. D. Gettman, and J. P. Cuda. 1995. Spread of *Aedes albopictus* and decline of *Ae. aegypti* (Diptera: Culicidae) in Florida. *J. Med. Entomol.* 32: 554–562.
- Pajot, F.-X. 1976. Contribution à l'étude écologique d'*Aedes* (*Stegomyia*) *simpsoni* (Theobald, 1905) (Diptera, Culicidae). Observations concernant les stades préimaginaux. *Cah. Orstom série Entomol. Med. Parasit.* 14: 31–48.
- Pajot, F.-X. 1978. Dynamique des populations d'*Aedes* (*Stegomyia*) *simpsoni* (Theobald), 1905 (Diptera, Culicidae) en Centrafrique. *Cah. Orstom Ser. Entomol. Med. Parasit.* 16: 129–150.
- Raunet, M. 1992. Les facteurs de l'érosion des terres et l'envasement du lagon, pp. 1–68. Rapport de la Direction de l'Agriculture, Mayotte, France.
- Reiter, P. 1998. *Aedes albopictus* and the world trade in used tires, 1988–1995: the shape of things to come? *J. Am. Mosq. Contr.* 14: 83–94.
- Reiter, P., D. Fontenille, and C. Paupy. 2006. *Aedes albopictus* as an epidemic vector of chikungunya virus: another emerging problem? *Lancet Infect. Dis.* 6: 463–464.
- Rudnick, A., and W. M. Hammon. 1960. Newly recognized *Aedes aegypti* problems in Manila and Bangkok. *Mosq. News* 20: 247–249.
- Salvan, M., and J. Mouchet. 1994. *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* at Ile de la Reunion. *Ann. Soc. Belg. Med. Trop.* 74: 323–326.
- Schaffner, F., B. Bouletreau, P. Guillet, S. Karch. 2001. *Aedes albopictus* (Skuse, 1894) established in metropolitan France. *Eur. Mosq. Bull.* 9: 1–2.
- Schuffenecker, I., I. Iteman, A. Michault, S. Murri, L. Franke, M.-C. Vaney, R. Lavenir, N. Pardigon, J.-M. Reynes, F. Pettinelli, L. Biscornet, L. Diancourt, S. Michel, S. Duquerroy, G. Guigon, M.-P. Frenkiel, A.-C. Brehin, N. Cubito, P. Despres, F. Kunst, F.I.A. Rey, H. Zeller, and S. Brisse. 2006. Genome microevolution of Chikungunya viruses causing the Indian Ocean outbreak. *Plos Med.* 3: 1–13.
- Shroyer, D. A. 1986. *Aedes albopictus* and arboviruses: a concise review of the literature. *J. Am. Mosq. Contr.* 2: 424–428.
- Simard, F., E. Nchoutpouen, J. C. Toto, and D. Fontenille. 2005. Geographic distribution and breeding site preference of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in Cameroon, Central Africa. *J. Med. Entomol.* 42: 726–731.
- Sprenger, D., and T. Wuithiranyagool. 1986. The discovery and distribution of *Aedes albopictus* in Harris County, Texas. *J. Am. Mosq. Contr.* 2: 217–219.
- Subra, R., and G. Hebrard. 1977. Fréquence d'*Aedes aegypti* Linné, 1762 (Diptera: Culicidae) en milieu humain à Mayotte (archipel des Comores). *Cah. Orstom Série Entomol. Med. Parasit.* 15: 67–72.
- Tabachnik, W. J., and J. R. Powell. 1979. A world-wide survey of genetic variation in the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*. *Genetic Res.* 34: 215–229.
- Tewari, S. C., V. Thenmozhi, C. R. Kathoi, R. Manavalan, A. Munirathinam, and A. Gajanan. 2004. Dengue vector prevalence and virus infection in the rural area in south India. *Trop. Med. Int. Health.* 9: 499–507.
- Thavara, U., A. Tawatsin, C. Chansang, W. Kong-ngamsuk, S. Paosriwong, J. Boon-Long, Y. Rongsriyam, and N. Komalamisra. 2001. Larval occurrence, oviposition behavior and biting activity of potential mosquito vectors of dengue on Samui Island, Thailand. *J. Vector Ecol.* 26: 172–180.
- Tsuda, Y., W. Suwonkerd, S. Chawprom, S. Prajakwong, and M. Takagi. 2006. Different spatial distribution of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* along an urban-rural gradient and the relating environmental factors examined in three villages in northern Thailand. *J. Am. Mosq. Contr.* 22: 222–228.
- Vazeille, M., S. Moutailler, D. Coudrier, C. Rousseaux, H. Khun, M. Huerre, J. Thiria, J.-S. Dehecq, D. Fontenille, I. Schuffenecker, P. Despres, and A. B. Failloux. 2007. Two Chikungunya isolates from the outbreak of La Reunion (Indian Ocean) exhibit different patterns of infection in the mosquito, *Aedes albopictus*. *Plos One* 2: 1–9.

Received 1 July 2008; accepted 13 November 2008.

I.2. Analyse spatiale de l'abondance d'*Ae. albopictus* et *Ae. aegypti* à Mayotte

Ce sous chapitre doit faire l'objet d'une publication, encore en cours de rédaction.

I.2.1. Contexte

L'urbanisation constitue un exemple de perturbation de l'écosystème. Il a par exemple été montré que la richesse en plantes invasives augmente avec le degré d'urbanisation et est corrélée avec la densité de population humaine (McKinney 2001). Les environnements urbains peuvent parfois créer des niches écologiques plus favorables au développement de certaines espèces exotiques. Ainsi, en Asie, l'urbanisation est considérée comme ayant favorisé l'installation et l'expansion d'*Ae. aegypti* dans certaines zones en créant une niche écologique plus favorable au développement de cette espèce qu'à celui d'*Ae. albopictus* (Chan 1971). En Asie, *Ae. aegypti* se développe principalement dans des gîtes situés à l'intérieur des maisons (Chan et al. 1971) et la multiplication de ce type de gîtes a probablement favorisé son établissement lors des phases d'urbanisation. Toutefois chaque pays a un modèle d'intensification urbaine qui lui est propre.

A Mayotte, *Ae. albopictus* est maintenant bien implanté dans toutes les zones habitées de l'île alors qu'*Ae. aegypti* est surtout localisé dans les zones les moins urbanisées. Comme déjà mentionné ; cette situation diffère de celle observée dans d'autres régions envahies par *Ae. albopictus* ou même dans sa zone d'origine (Chan 1971, O'Meara et al. 1995, Braks et al. 2003, Cox et al. 2007, Tsuda et al. 2006). Bien souvent la présence de cette espèce est liée à celle de végétation indispensable à son développement alors qu'*Ae. aegypti* recherche avant tout les contacts avec l'hôte humain. Les différences de distribution observées entre Mayotte et d'autres régions pourraient être liées à la spécificité des populations locales d'*Ae. aegypti* ou à celle des paysages mahorais. Dans l'étude présentée ici, nous nous sommes plutôt focalisés sur les spécificités du paysage mahorais.

Nous avons donc tenté de le caractériser finement afin de mettre en évidence les indicateurs liés au paysage pouvant favoriser ou limiter l'expansion d'*Ae. albopictus* par rapport à *Ae. aegypti*. Nous avons étudié principalement la morphologie urbaine car c'est dans les habitats urbains que la prédominance de l'espèce invasive est la plus évidente. Avant de présenter les approches empruntées à l'écologie du paysage que nous avons utilisées, nous apporterons quelques informations sur le contexte culturel et démographique de Mayotte.

I.2.1.1. Le contexte culturel et démographique mahorais

La culture mahoraise est une culture très ancienne voire millénaire et fait partie d'un ensemble ethnographique qui comprend les mondes arabe, africain et malgache. La population tire son origine du métissage entre ces différents ensembles depuis le 8^{ème} siècle jusqu'au 18^{ème} siècle. Elle se stabilise ensuite avec l'immigration malgache. L'évolution statutaire et la vitalité démographique de Mayotte induit une urbanisation de type pays en voie de développement avec des ensembles plus densifiés de constructions modernes. En 1958, la population était de 23 364 hab. En 50 ans, elle a été multipliée par 8 et compte aujourd'hui plus de 186 000 habitants (INSEE 2007). Le taux de croissance annuel moyen de la population était de 3,1 % sur la période 2002-2007, et demeure largement supérieur à ce qu'il est au niveau national ou même à La Réunion (respectivement 0,6 % et 1,5 % de taux de croissance annuel moyen sur la période 1999-2006) (INSEE 2007). La densité de population passe en 2007 le seuil des 500 habitants par km² (Fig.1, Tableau 1). Elle se rapproche de celle de l'île Maurice qui détient le record parmi les îles du Sud-ouest de l'océan Indien avec 587 habitants au km² en 2001. Les communes mahoraises les plus peuplées continuent de s'accroître fortement et la densité de population dépasse notamment les 2 000 habitants par km² dans les deux communes de Petite-Terre. Pour des raisons stratégiques et aussi liées aux contraintes physiques du territoire, la répartition spatiale de la population s'est faite tout autour du littoral favorisant donc les petites entités urbaines. celles-ci sont de petits ensembles plus proches de la ruralité et de la densification à la réunionnaise qu'à l'européenne ou à l'américaine. Sur Grande Terre, la population est tout de même de plus en plus concentrée autour du pôle urbain de Mamoudzou qui est le chef-lieu. La population des communes adjacentes a ainsi connu une croissance très vive en dix ans et l'attractivité de Mamoudzou se fait désormais ressentir jusqu'à Bandréélé. Dans notre étude, Mtsapéré est la zone qui appartient à la commune de Mamoudzou. La concentration du bâti dans les entités urbaines forme la distinction entre zone rurale et zone urbaine. Hormis le chef lieu et Petite Terre, les communes sont faiblement urbanisées, et consistent plutôt des villages. Afin de

caractériser le paysage mahorais nous avons utilisé des approches développées en écologie du paysage.

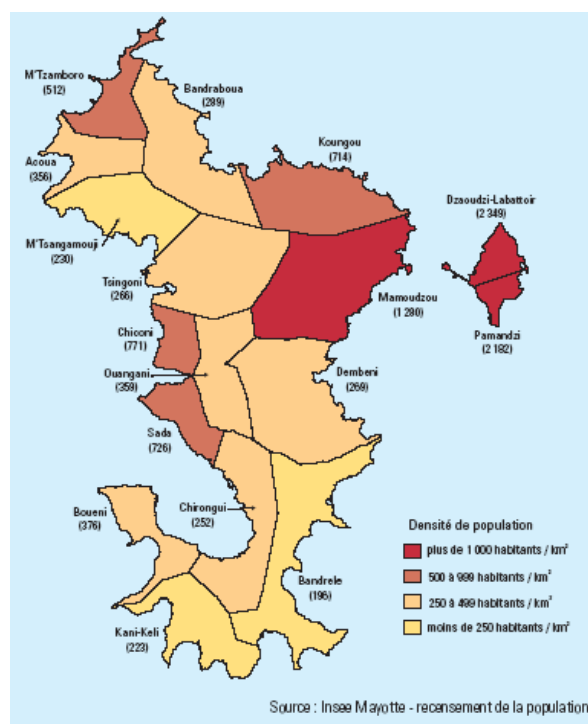


Fig. 1. Carte de densité des populations par commune à Mayotte (INSEE 2007)

	Population	Surface bâtie (ha)
Mtsamoudou	1473	22
Dzoumogne	3286	38
Bandréle	2938	42
Chiconi	5372	85
Labattoir	15 067	152
Mtsapere	11 283	205

Tableau 1. Population et superficie du bâti dans les localités prospectées (INSEE 2007).

I.2.1.2. L'écologie du paysage

L'écologie du paysage étudie les interactions entre l'organisation des êtres vivants, l'espace et les processus écologiques. Il s'agit bien de combiner l'approche spatiale de la géographie et l'approche fonctionnelle de l'écologie. L'« ambition paysagère » de l'écologie est de comprendre comment la structure de l'espace qui nous entoure interfère avec les processus qui animent la dynamique des populations, des communautés et des écosystèmes. Cette ambition s'appuie sur deux idées-forces : d'une part, on ne saurait sous-estimer l'influence des configurations spatiales dans les rapports que les êtres vivants développent entre eux et avec leur milieu ; d'autre part, on ne saurait séparer ce qui serait « la nature » d'un côté et « l'homme et la société » de l'autre (Décamps 2004). Le terme paysage tel que nous l'employons ici, fait référence à l'agencement matériel d'espace naturel et social en tant qu'il est appréhendé visuellement, de manière horizontale ou oblique, par un observateur (Dictionnaire de la géographie et de l'espace des sociétés, 2003). Afin d'étudier la morphologie urbaine à Mayotte, il convient de préciser les caractéristiques du contexte mahorais.

Les apports de la télédétection

Depuis les années 90, les avancées en télédétection, en Système d'Information Géographique (SIG) et les approches par modélisation ont considérablement modifié les moyens d'explorer les problèmes épidémiologiques ou de santé publique (Hay 2000). Ces nouveaux outils permettent de passer d'approches purement descriptives à des approches plus analytiques. La télédétection et les systèmes d'information géographiques fournissent des outils efficaces pour localiser les environnements capables de maintenir des populations de vecteurs, en supposant que les éléments nécessaires à la survie des insectes soient connus et puissent être appréhendés par télédétection (Beck et al. 2000). Ce sont des outils puissants pour la surveillance des maladies, qui permettent de prédire d'éventuelles épidémies et de cibler les programmes d'intervention (Daniel et al. 2004). Chez les moustiques, dont les stades immatures se développent dans des habitats aquatiques, les techniques de télédétection peuvent être utilisées (Hay et al. 1997) car ces habitats sont liés à des éléments du paysage.

Plusieurs études ont fait le lien entre les populations de moustiques et les caractéristiques du paysage. Les travaux les plus importants dans ce domaine concernent les zones à risque pour le paludisme (Rinaldi et al. 2004, Pecoraro et al. 2007) ou pour d'autres maladies transmises par les tiques (Daniel et al. 2004). Ainsi on a pu mettre en évidence un lien entre la production larvaires d'*Anopheles* dans différentes régions et la présence ou la proximité de rizières (Wood et al. 1992, Tran et al. 2008). Mais les travaux utilisant la télédétection pour révéler la présence des *Aedes* sont plus rares car ce sont des moustiques qui se développent dans des petites collections d'eau plus difficiles à localiser par la télédétection (Vanwanbeke et al. 2007, Moloney et al. 1998). Toutefois, Vanwanbeke et al. (2007) se sont intéressés au lien entre les gîtes larvaires d'*Ae. albopictus* et le paysage en Thaïlande en utilisant des données d'occupation des sols obtenues par analyse d'image satellite. Ils ont ainsi pu montrer une plus grande probabilité de rencontrer *Ae. albopictus* dans les villages, les habitats en zones périurbaines et les vergers. Un des indicateurs environnementaux très utilisés aujourd'hui dans l'étude de la présence / absence de moustiques notamment pour les *Anopheles* est le NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) (Liu et Chen 2006). Cet indicateur numérique quantifie la différence entre les zones avec et sans végétation dans l'espace analysé. Toutefois, s'il est bien adapté pour des études à large échelle il est moins pertinent lorsqu'il s'agit de comprendre la fréquence de gîtes présents dans les cours des maisons tels que les gîtes à *Aedes*. De plus, pour obtenir ce type d'indicateurs, il faut des images satellites ou des orthophotos avec une bande proche infra rouge qui permet de traiter les images et d'obtenir les indicateurs. Or

les orthophotos que nous avions à notre disposition ne disposaient pas de cette bande et la commande d'images Internet de Spot 5 aurait pris trop de temps dans le cadre de cette étude.

Il nous a donc fallu trouver d'autres méthodes de caractérisation du paysage à partir des orthophotos et de la Base de Données Topologique (BD Topo) disponible. De plus il n'est pas évident que la méthode des indices de végétation aurait été opportune pour répondre à la question que nous nous posions. Nous souhaitons développer des indicateurs liés à l'occupation des sols (Vanwanbeke et al. 2007), au type de bâti (Braks et al. 2003) et à la densification du bâti (Pecoraro et al. 2007). Nous avons donc cherché une méthode d'analyse spatiale adaptée à l'échantillonnage que nous avons mis en place. Une approche globale du territoire aurait été inappropriée car il aurait fallu que nous agrégions l'ensemble de nos données. Notre méthode d'échantillonnage consistant à trouver 10 maisons positives nos résultats sont basés sur de faibles surfaces prospectées et une hétérogénéité dans les sites positifs. Pour pallier à ces problèmes nous avons donc cherché une échelle nous permettant de travailler à l'échelle de la maison et la méthode la mieux adaptée nous a paru être une méthode de maillage spatial. Le maillage géographique est une partition de l'espace permettant d'expliquer la localisation des individus géographiques. Le carroyage est un maillage particulier qui renferme la collecte et le transfert des données. C'est « une méthode de rassemblement et de traitement des données en vue d'une exploitation statistique et cartographique consistant à découper l'étendue en carreaux égaux et repérés » (Lajoie 1992, Bizet 1997). Les unités spatiales deviennent ainsi des zones géographiques au même titre que les découpages administratifs. La case du carroyage est considérée comme l'unité spatiale de base qui est plus simple à manipuler et à représenter graphiquement (Lajoie 1992). Nous avons donc décidé d'utiliser le carroyage qui semblait être une méthode applicable à micro échelle pour analyser spatialement l'abondance relative entre *Ae. albopictus* et *Ae. aegypti* en zone urbaine à Mayotte.

I.2.2. Démarche

I.2.2.1. Le site d'étude

Le site d'étude est le même que celui spécifié dans le sous chapitre précédent. Nous avons donc analysé les données d'abondance provenant des zones urbaine et périurbaine de chacune des 6 localités. Nous n'avons pas traité les données de la zone naturelle du fait de l'écrasante majorité d'*Ae. aegypti* dans ces zones (76% des gîtes échantillonnés versus 24% pour *Ae. albopictus*) et aussi

parce que les zones d'échantillonnage ne sont pas assez nombreuses ni suffisamment diversifiées pour une analyse. De plus pour la zone naturelle, la méthode du carroyage utilisant le pas que nous avons défini n'est pas adéquate ; il vaudrait mieux procéder à la méthode des quadrats.

I.2.2.2. Origine des données

i. Données entomologiques

Certains choix arbitraires ont été effectués sur les données entomologiques afin de pallier à des biais qui n'auraient pas permis de répondre précisément aux questions posées (cf paragraphe ci-dessous).

L'objectif de notre étude étant de comprendre l'effet du paysage sur l'abondance, il nous a fallu nous affranchir des autres facteurs pouvant l'influencer, notamment le gîte larvaire. Comme nous l'avons vu précédemment le type de gîtes conditionne la production de larves des espèces ; de ce fait les fortes abondances observées pourraient résulter de la présence d'un gîte très productif et non de préférences des espèces vis-à-vis des éléments du paysage (Bagny et al. 2009a).

Nous avons travaillé uniquement sur les données de la saison des pluies. La fréquence des pluies à cette période crée dans les zones anthropisées beaucoup de gîtes potentiels, qui ne sont pas tous colonisés par les espèces de moustiques. Ainsi la quantité de gîtes présents ne serait pas un facteur limitant la colonisation et l'expansion de l'espèce mais les gîtes et zones colonisées résulteraient plus d'un choix des femelles. Par contre en saison sèche les gîtes se faisant plus rares, la présence et l'abondance des espèces sont sans doute plus liées à la présence de ces gîtes, les espèces pouvant être « forcées » de coloniser ce qu'elles trouvent. Dans ce cas l'influence du paysage pourrait être équivalente voire même secondaire par rapport à celle des gîtes.

Pour s'affranchir encore plus du gîte nous avons travaillé à l'échelle supérieure et avons agrégé les abondances larvaires des espèces à l'échelle de la maison. Cette échelle semble mieux adaptée à notre étude car le type de gîte trouvé peut être dépendant de certaines pratiques sociales qu'il convient d'identifier plus finement, et n'est pas forcément lié au paysage physique à proprement parler. Lors de nos prospections de terrain nous avons défini pour chacune des zones échantillonnées un Indice Maison (IM) qui correspond à la proportion de maisons positives par rapport à l'ensemble des maisons prospectées. Ce paramètre donne une idée sur l'étendue de la zone prospectée et sur la fréquence des gîtes.

Nous avons aussi travaillé sur l'abondance relative d'*Ae. albopictus* par rapport à celle d'*Ae. aegypti* ce qui permet aussi de s'affranchir de la productivité larvaire des gîtes. Ceci nous a donc

permis de nous focaliser sur l'influence des facteurs paysagers conditionnant l'abondance relative des 2 espèces en zone urbaine.

ii. Données géographiques

Nous avons travaillé à partir de la BD Topo de l'IGN 2003 à l'échelle du 1/25000^{ème}, complétée par une mosaïque d'orthophotos de Mayotte d'une définition de 0,5m par pixel. Toutes ces données nous ont été aimablement fournies par la préfecture de Mayotte. Les fichiers raster que nous avons reçus sont des THRS (Très Haute Résolution Spatiale), composés uniquement de 3 bandes Rouge Vert Bleu (RVB) qui ont reçu un pré traitement par l'IGN. Il n'a donc pas été possible de réaliser des traitements automatiques. Nous avons donc pu faire uniquement de la photo interprétation à partir des orthophotos. Les fichiers vecteurs composés de données spatiales sur les infrastructures, les délimitations administratives et certaines données sur l'hydrographie ont été utilisés pour effectuer les analyses du bâti.

I.2.2.3. Pré traitement des données

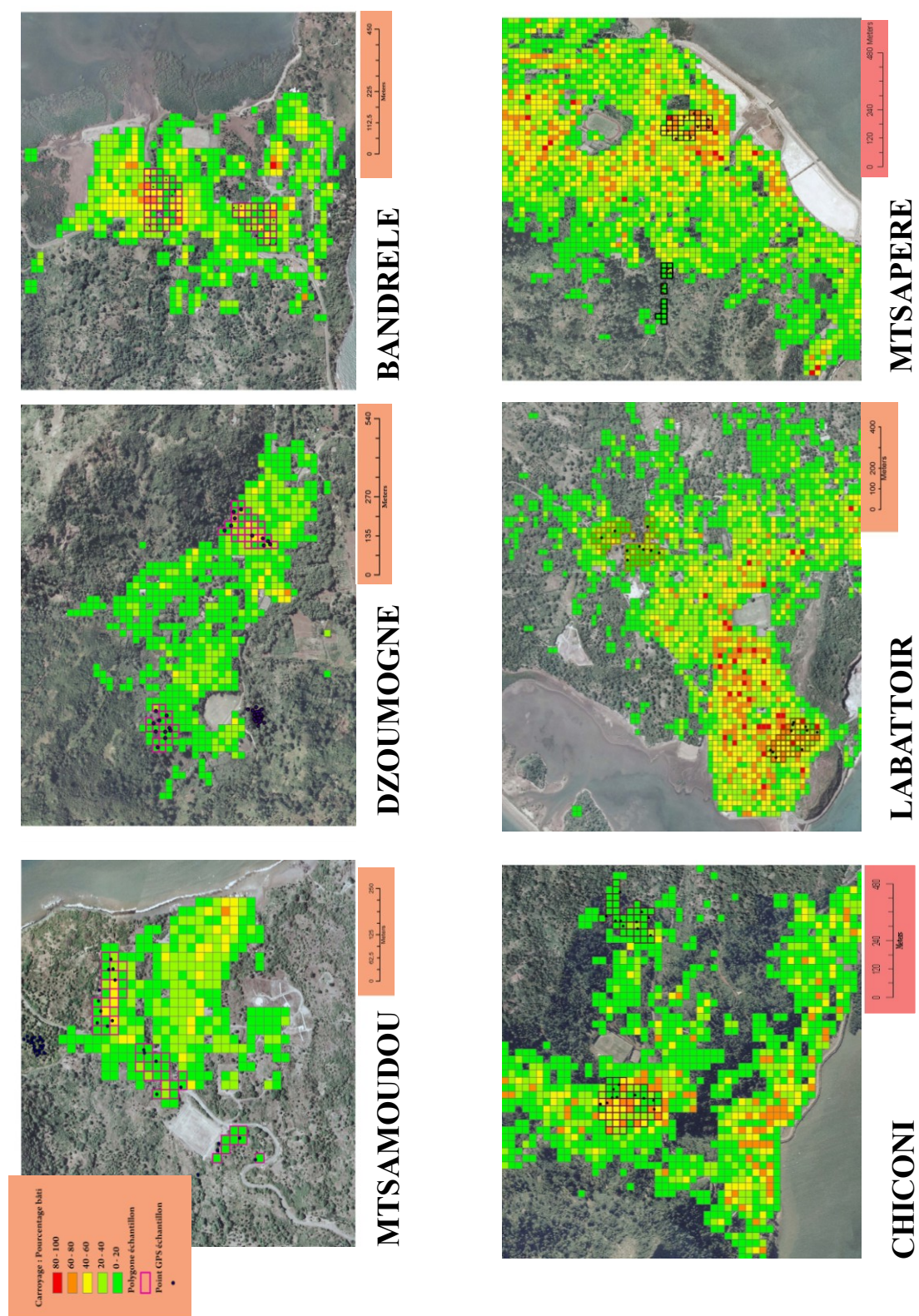
i. Modèle de conceptualisation des données (MCD) et base de données

La construction du MCD est une étape indispensable et précède toute création du Système d'Information Géographique (Arab et al. 2005). L'objectif, outre l'analyse des données, est sa capacité d'évolution (Cox 2007). L'approche est une décomposition du monde réel en phénomènes simples (Arab et al. 2005) permettant d'être à terme un système polyvalent d'un espace pouvant intégrer plusieurs types de données. Le MCD permet une alimentation facile des données pour un suivi temporel et une automatisation des géo traitements par l'ajout de nouveaux objets en liaison avec les différents fichiers (Cox 2007). Ainsi, « Créer ou enrichir une nouvelle Table. Arcview™ après le travail sous Access™ », duplique la base de données ce qui implique la création de deux modèles de conceptualisation. Il a d'abord fallu établir la base de données sous Access puis faire les analyses spatiales à l'aide d'un logiciel de traitement de l'information géographique (ArcGis) (Arnoux 2009).

ii. Création du carroyage

Un carroyage a été créé sur chaque entité urbaine échantillonnée qui a sa propre fenêtre d'étude

Fig. 2. Carroyage des entités urbaines à Mayotte (au pas de 25m) représentant les pourcentages de bâti par carreau



(Fig. 2). Son pas est de 25 m et sa projection est en UTM WGS 84 38 S, à l'échelle du 1/25 000^{ème}. Les analyses se sont faites séparément pour chaque zone.

Plusieurs pré-requis étaient nécessaires pour la création du carroyage.

a- La méthode employée pour le transfert des données du fichier vectoriel bâti vers le carroyage repose sur l'algorithme du « clipping » zonal (Lajoie 1992). Cette opération purement géométrique donne la « contribution » d'une zone au carreau. À la différence de ce qui se fait habituellement, ce n'est pas une proportion qui est exprimée à l'intérieur du carreau mais la part de la surface bâti intersectée par le polygone exprimée en m².

b- L'analyse se fait à l'échelle de la maison et à celle de la zone d'échantillonnage, d'où le choix d'un pas de 25 m pour les carreaux (ce qui correspond à peu près à la taille d'une ou de deux maisons). Un pas supérieur aurait agrégé trop de maisons positives et négatives pour la présence des espèces et aurait faussé les analyses des surfaces d'échantillonnages. La faible densité du bâti à Mayotte a aussi conditionné le choix du pas. Une résolution de l'ordre 30 m sur 30m est aussi appropriée pour explorer les relations entre l'occupation de sols et les vecteurs de maladies car il a déjà été démontré une corrélation significative entre l'occupation des sols et la présence d'habitats larvaires à une telle échelle (Beck et al 2000, Vanwanbeke 2007). Un indicateur paysager (typologie visuelle du paysage) et des indicateurs morphologiques ont été créés puis agrégés et ventilés dans chaque carreau.

c- les zones urbaines sont formées en archipel sur le territoire et concentrées généralement sur le littoral. Il aurait été possible de réaliser un carroyage englobant toute l'île, mais cela aurait nécessité du matériel informatique plus performant. Aussi chaque entité urbaine étudiée a-t-elle son propre carroyage.

d- Création des polygones. Des polygones ont été créés pour délimiter le contour des entités urbaines échantillonnées.

I.2.2.4. Analyse des données

i. Typologie visuelle à l'échelle d'un carreau

Pour chaque carreau nous voulions rendre compte des différences d'occupation des sols qui existent (entre les zones bâties, les zones recouvertes de végétation, les zones avec des rivières...). Cette classification aurait dû être faite par NDVI ce qui n'a pas été possible (cf introduction). Nous avons donc mis en place une typologie visuelle pour chaque zone échantillonnée à l'échelle du

carreau. Pour créer la typologie, deux méthodes ont été utilisées. Tout d'abord une enquête succincte a été menée auprès des personnes ayant réalisé les prospections de terrain sur notamment l'état du bâti (dégradé ou pas), l'état des cours (présence ou absence de nettoyage et d'entretien) ou les caractéristiques des quartiers. Puis un repérage visuel du bâti sur l'orthophoto a été réalisé consistant en la reconnaissance du type d'habitat par la forme du toit, la végétalisation autour de celui-ci... Il en ressort une typologie comprenant 9 classes chacune établie selon une règle précise afin de nourrir correctement le carreau échantillonné (Tableau 2). Cette typologie a été faite sur les zones incluant les zones échantillonnées ou étant aux abords. Cette classification ne rend donc pas compte de l'hétérogénéité du paysage mahorais dans son ensemble, ce qui n'était pas notre but.

ii. Polygone de contour des zones échantillonnées

L'Indice Maison (IM) indique la proportion d'habitations contenant des gîtes positifs pour 100 maisons de la zone échantillonnée. Nous avons créé un polygone de contour qui englobe les maisons positives et négatives prospectées et donc représentatif de l'IM. Douze polygones sont ainsi créés dans les 6 entités urbaines de l'étude. A l'échelle du polygone, les pourcentages de bâti ont été obtenus par la méthode de clipping entre le pourcentage de bâti à l'échelle d'un carreau et l'interaction avec le polygone.

Tableau 2 : Typologie visuelle du paysage

- 1- Terrain non bâti végétalisé** : Terrain sans construction avec végétation
- 2-Terrain non bâti non végétalisé** : Terrain sans construction et sans végétation
- 3-Maison végétalisé avec ou sans cour** : 50% du carreau avec construction et le reste avec végétation. Maisons individuelles et les voisins sont eux aussi des maisons individuelles
- 4-Maison récente avec cour, végétalisée** : 50% du carreau avec construction et le reste avec végétation. La toiture est plus moderne et diffère des bâtisses traditionnelles. La cour autour de la bâtisse est structurée.
- 5-Densification du bâti de 1^{er} degré** : Plus de la moitié du carreau est bâtie, présence de végétation.
- 6- Densification du bâti dégradé** : Plus de la moitié du carreau est bâtie, aucune végétation.
- 7-Densification du bâti neuf** : Ensemble collectif moderne type réunionnais
- 8-Infrastructure** (route, bâtiment scolaire)
- 9-Ravine**
- 10-Mangrove**

Ainsi les champs créés pour ces polygones de contour sont renseignés par des valeurs numériques (pourcentage de la surface bâtie, IM, distance avec les zones naturelles ou avec les centres très urbains les plus proches). Les données d'abondance de moustiques sont elles restées à l'échelle du carreau pour une analyse plus fine et pour multiplier les données d'abondance correspondant au paysage d'une zone donnée. Nous avons donc toujours travaillé sur des carreaux renseignés en abondance car nous nous intéressons à la part relative de chaque espèce.

Dans ce cas nous avons fait le lien entre l'abondance relative dans une maison et le paysage au sein du polygone de contour. Le pourcentage de bâti fait référence à la part de ce qui est construit par rapport au non bâti qui comprend les infrastructures ne correspondant pas au bâti comme les routes mais aussi une forte proportion de végétation. Les distances entre les zones échantillonnées et les zones naturelles ou les zones les plus urbanisées alentours ont aussi été définies ; elles correspondent à la plus petite distance existante entre nos zones d'échantillonnage et ces différentes zones. Puis nous avons cherché à prendre en compte l'hétérogénéité des zones urbaines. Nous avons donc tenté de définir les densités par noyau des différents polygones qui permettent de rendre compte des proches voisins mais cet indicateur est encore à un stade préliminaire et ne sera pas présenté ici.

iii. Analyses statistiques

La proportion relative d'*Ae. albopictus* a été calculée comme le ratio entre l'abondance d'*Ae. albopictus* et l'abondance totale entre *Ae. aegypti* et *Ae. albopictus*. L'effet des facteurs « typologie visuelle » et « pourcentage bâti » sur la proportion relative d'*Ae. albopictus* à l'échelle des carreaux a été modélisé par une régression linéaire. A l'échelle du polygone, l'effet des paramètres (Distance Zone Urbaine, Distance Zone Naturelle, pourcentage Bâti et la superficie de l'entité urbaine) a été modélisé à l'aide d'un modèle linéaire généralisé (GLM) tenant compte des effets simples et des interactions entre tous les paramètres. Ces paramètres ont été utilisés comme des données continues et nous n'avons pas fait de classes de valeur pour rendre discrets ces paramètres. Ce GLM a été construit en utilisant une famille quasibinomiale pour tenir compte des paramètres de surdispersion des données. Les facteurs significatifs ont été obtenus après une analyse de variance (au seuil de 5%) sur nos modèles. Nous avons aussi réalisé des tests de corrélations afin de comprendre la force du lien entre les données. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R version 2.8.1 (2008-12-22). Copyright (C) 2008 The R Foundation for Statistical Computing.

I.2.3. Résultats

I.2.3.1. Analyse des données à l'échelle d'un carreau

Nous avons travaillé uniquement sur les entités pour lesquelles nous avons des informations sur l'abondance relative et n'avons pas fait d'extrapolation dans les carreaux avoisinants. Ainsi après le géo prétraitement, 120 données échantillonnées ont été renseignées avec la typologie visuelle paysagère et le pourcentage de bâti (Fig. 2). Les maisons que nous avons échantillonnées se retrouvent majoritairement dans 3 classes de typologie (3, 5, 6) (Fig. 3). Le résultat de la régression linéaire sur les facteurs « typologie » et « pourcentage de bâti » n'a révélé aucun effet de ces 2 facteurs sur la proportion relative d'*Ae. albopictus* au sein des entités (Tableau 3). Par contre un test de corrélation réalisé sur les données montre une faible corrélation positive ($p= 0.009$, $\text{tau}= 20\%$) entre la proportion d'*Ae. albopictus* et le type d'habitat à l'échelle du carreau lorsqu'on passe d'un habitat lâche (type 3) à un habitat plus serré donc plus dense (type 5 ou 6).

Tableau 3. Résultat de l'analyse de variance du modèle testant l'effet de la typologie visuelle et du % bâti sur les proportions relatives d'*Ae. albopictus* à l'échelle du carreau

	Df	Pillai	approx F	Pr(>F)
(Intercept)	1	0.847	279.351	<2e-16
Zone Type	2	0.053	1.385	0.240
%bâti	7	0.159	1.256	0.237
Residus	102			

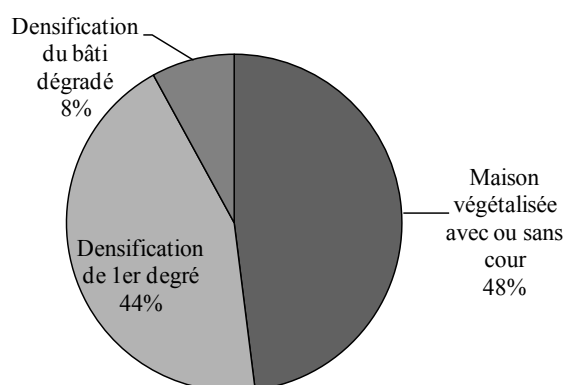


Fig. 3. Répartition des classes de la typologie visuelle dans les zones échantillonnées

I.2.3.2. Analyse des données à l'échelle des polygones

Le résultat de l'analyse de variance révèle que le modèle le plus significatif est le modèle considérant les effets Superficie + Pourcentage bâti + Zone naturelle + Superficie : pourcentage bâti (Tableau 4). Nous avons vérifié nos résultats en comparant le modèle le plus complet par rapport au modèle obtenu et effectivement aucune différence n'a été observée (Df=7, Deviance= 117.3, F=1.1019, P=0.3720). Nous allons maintenant nous attarder sur les facteurs significatifs.

Tableau 4. Analyse de variance sur le modèle testant l'influence des paramètres superficie, % bâti, Zone naturelle

	Resid. Df	Resid. Dev	F	P
(Intercept)	79	3632,1		
Superficie	78	2516,2	73,382	<0,0001
% bâti	77	2191,9	21,329	<0,0001
Zone naturelle	76	1719,8	31,045	<0,0001
Zone urbaine	75	1698,8	1,378	0,244
Superficie:%bâti	74	1212,3	31,99	<0,0001
Superficie:Zone naturelle	73	1182,7	1,943	0,167
%bâti:Zone naturelle	72	1169	0,902	0,345
Superficie:Zone urbaine	71	1141,3	1,820	0,181
%bâti:Zone urbaine	70	1122,1	1,262	0,265
Zone naturelle:Zone urbaine	69	1119,4	0,178	0,674

i. Interaction entre le pourcentage de bâti et la superficie de l'entité urbaine

Les entités urbaines ont été classées en fonction de leur superficie (Fig. 4). Les superficies augmentent lorsque l'on se dirige de gauche à droite sur l'axe des abscisses au sein d'une classe de pourcentage bâti. Trois classes de pourcentage bâti ont pu être mis en évidence, une classe inférieure à 10% de bâti sur la zone échantillonnée, une classe de 20 à 30% et une classe ne comportant que deux entités urbaines avec 50- 65% de bâti dans la zone. Quelque soit la classe, la proportion relative en *Ae. albopictus* augmente avec la taille de l'entité urbaine. A Mtsamoudou et à Dzoumogné quelque soit le pourcentage bâti de la zone il y a toujours, une proportion en *Ae. albopictus* inférieure à 50% indiquant une prédominance d'*Ae. aegypti*. Par contre, pour les 4 autres entités urbaines, *Ae. albopictus* reste l'espèce prédominante en terme d'abondance qu'on soit dans des zones faiblement ou moyennement densifiées. Pour Chiconi et Mtsapéré, la proportion d'*Ae. albopictus* augmente lorsque l'on passe d'une zone avec peu de bâti (<10%) à des zones avec plus de bâti (aux alentours de 30% et de 65% respectivement pour ces 2 entités urbaines) atteignant

presque 100% d'*Ae. albopictus* pour Mtsapéré dans les zones les plus construites. A Labattoir, quelque soit le pourcentage de bâti on retrouve une proportion d'*Ae. albopictus* voisine de 70%. Enfin, à Bandré, les 2 zones échantillonnées comptent environ 30% de surface bâtie et la proportion d'*Ae. albopictus* ne diffère pas entre ces 2 zones.

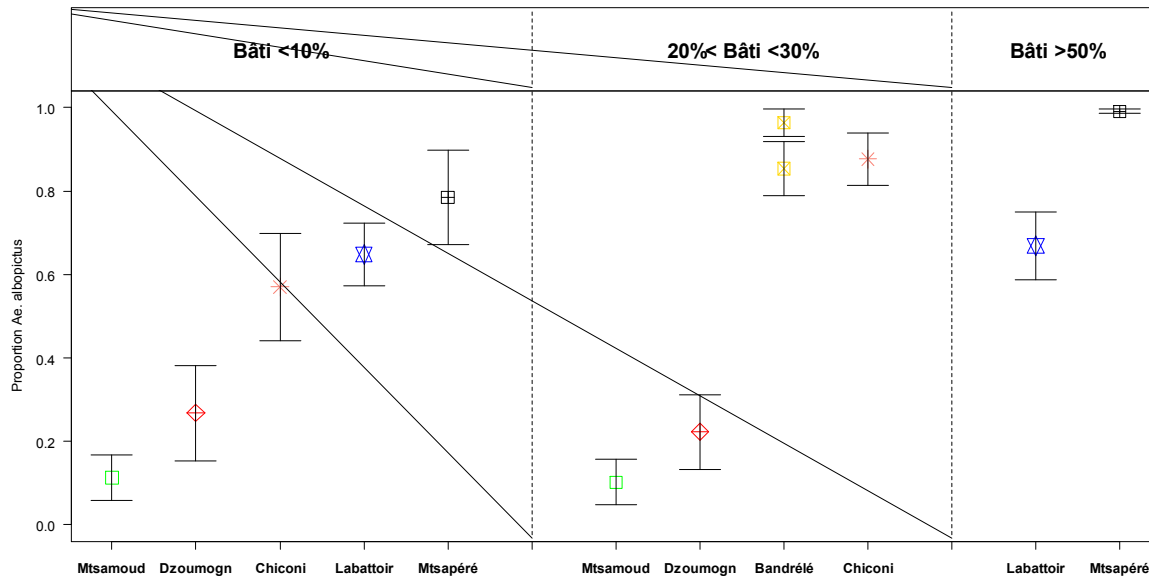


Fig. 4. Proportion relative d'*Ae. albopictus* par rapport à *Ae. aegypti* dans les différentes entités urbaines classées par taille (croissante de droite à gauche) et en fonction du bâti.

ii. Effet de la distance avec la zone naturelle

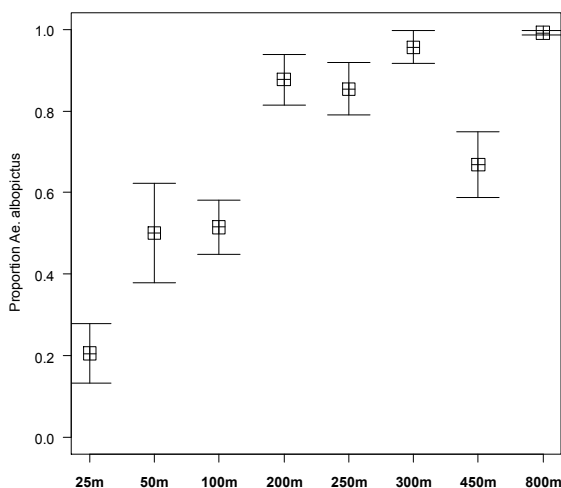


Fig. 5. Proportion relative d'*Ae. albopictus* par rapport à *Ae. aegypti* en fonction de la distance avec la zone naturelle

Lorsque la distance avec la zone naturelle augmente, la proportion d'*Ae. albopictus* augmente également (Fig. 5). De 25 à 100 m le ratio d'*Ae. albopictus* est inférieur à 0,5, il y a donc prédominance d'*Ae. aegypti*. De 200 à 800 m le ratio d'*Ae. albopictus* est supérieur à 80% sauf pour la distance de 450 m, cette distance correspondant à la distance zone naturelle et zone urbaine échantillonnée pour la localité de Labattoir.

I.2.4. Discussion

Cette étude est la première à utiliser le carroyage pour comprendre les facteurs influençant l'abondance relative des populations larvaires de moustiques. L'utilisation d'une telle méthode qui prend en compte des processus fins, mériterait d'être développée lors de futures études en géographie de la santé.

I.2.4.1. Résultats entomologiques

Le rapport entre l'abondance d'*Ae. albopictus* et celle d'*Ae. aegypti* est fonction de deux indicateurs clés : la distance avec la zone naturelle et le pourcentage de bâti interconnecté à la taille de l'entité urbaine. Ainsi, lorsque l'on s'éloigne de la zone naturelle, la proportion d'*Ae. albopictus* augmente. Il semble donc que ce moustique provient des zones urbaines et que son champ de colonisation va des zones urbaines vers les zones plus rurales. En effet nous avons aussi montré que les plus fortes proportions en *Ae. albopictus* sont trouvées dans les entités urbaines les plus vastes et les plus peuplées (comme Mtsapéré ou Labattoir).

L'interaction entre le pourcentage de bâti et la superficie de l'entité urbaine révèle que pour une même classe de bâti, la proportion d'*Ae. albopictus* augmente lorsque la superficie de l'entité urbaine augmente. Parallèlement, au sein des entités urbaines, lorsqu'on passe des zones les moins bâties aux zones les plus bâties, la proportion d'*Ae. albopictus* augmente également. Il s'agit d'une tendance générale mais chaque ville semble avoir quelques spécificités expliquant plus finement la dynamique des populations observée.

En effet, à Mtsamoudou et à Dzoumogné, la proportion d'*Ae. albopictus* ne suit pas l'augmentation du pourcentage de bâti et reste toujours inférieure à 50% démontrant une population d'*Ae. aegypti* plus importante en abondance et en fréquence (Bagny et al. 2009a). Ces villes sont en fait des villages avec une faible population et une très faible superficie urbaine, enclavées au sein de la zone naturelle. Ce type d'habitat lâche constitué de hameaux semble très favorable à *Ae. aegypti* dont la forme qui sévit à Mayotte est la forme forestière. Toutefois cet habitat très rural ne semble pas réellement défavorable à *Ae. albopictus* car l'espèce y a quand même été trouvée. On peut également supposer qu'*Ae. albopictus* est toujours en expansion sur l'île et que l'augmentation de son abondance dans ces habitats plus ruraux nécessitera plus de temps. Les résultats obtenus dans la

localité de Bandrélé seraient en faveur de notre hypothèse. Bandrélé a une superficie comparable à ces deux villages mais ne présente pas le même pattern d'abondance entre les 2 espèces. Le ratio d'*Ae. albopictus* est largement supérieur à celui observé à Mtsamoudou et à Dzoumogné même si on considère un pourcentage de bâti égal. Cela pourrait être lié à son environnement topographique car cette entité urbaine est isolée d'un côté par la mer et de l'autre par le relief qui l'entoure. Mais il semblerait surtout que cette localité ait connu ces dix dernières années une augmentation des échanges avec le chef-lieu (notamment par les mouvements de personnes) (INSEE 2007) qui a pu augmenter les échanges de moustiques entre ces 2 zones et favoriser l'introduction régulière d'*Ae. albopictus* expliquant les forts taux observés. Ainsi, l'absence d'*Ae. albopictus* dans les villages enclavés serait conditionnée par les faibles surfaces bâties mais aussi par les faibles échanges entre ces zones et des entités urbaines de plus grande taille. Pour mieux appréhender ce phénomène, il aurait fallu s'intéresser à l'ensemble de l'île et aux réseaux de communication entre les entités urbaines. Ceci nécessiterait d'être étudié plus en profondeur pour mieux comprendre la dynamique des populations d'*Aedes* spp. sur l'île. A Bandrélé nous n'avons pas d'informations sur les proportions relatives d'*Ae. albopictus* dans les zones les moins bâties, un problème s'étant posé quant aux choix des zones échantillonnées. Deux zones très similaires en terme de pourcentage bâti (aux alentours de 30%) ont été prospectées lors de notre échantillonnage, ce qui n'a pas permis d'observer de différences dans les proportions d'*Ae. albopictus*.

Dans trois entités urbaines de plus grande superficie, les proportions d'*Ae. albopictus* sont les plus élevées dans chaque classe de bâti. Chiconi, pouvant être considéré comme un bourg rural est situé sur la côte ouest et montre une population d'*Ae. albopictus* plus abondante que celle d'*Ae. aegypti*. Dans les zones les plus construites et peuplées, la proportion relative entre les deux espèces est aux alentours de 90%. Mtsapere quartier du chef-lieu Mamoudzou, et Labattoir sont les seules entités urbaines pouvant être qualifiées de villes, du fait de la superficie, de la densité de bâti et de la taille de la population. Ces communes (Mamoudzou et Labattoir) regroupent aussi des centres administratifs et économiques importants et sont des zones d'échanges régionaux et internationaux ; ce sont des centres urbains construits et peuplés, en expansion depuis quelques années (INSEE 2007). Ces deux villes montrent aussi une prédominance d'*Ae. albopictus*. Toutefois la dynamique des populations en fonction du pourcentage de bâti y est différente. A Mtsapéré, l'abondance relative d'*Ae. albopictus* augmente significativement avec l'augmentation du pourcentage bâti et est parmi les plus fortes enregistrées. A Labattoir, l'abondance relative d'*Ae. albopictus* reste voisine de 70% quelque soit le pourcentage de bâti et la densité de population. *Aedes albopictus* est toujours l'espèce la plus abondante mais sa dominance est moindre qu'à Mtsapéré. Ce pattern d'abondance,

moins corrélé à la morphologie urbaine, pourrait découler de processus écologiques ou de comportements sociaux spécifiques de Petite Terre et engendrés par l'isolement géographique. Il serait donc nécessaire de considérer ces deux entités géographiques séparément lors de futures études visant à comprendre et modéliser la dynamique des populations de ces *Aedes* à Mayotte. *Aedes albopictus* démontre une bonne adaptation à l'urbanisation de Mayotte.

Comme mentionné au chapitre précédent, les résultats de notre étude diffèrent quelque peu des résultats des autres travaux menés sur *Ae. albopictus* et *Ae. aegypti* que ce soit dans les régions envahies ou natives, où *Ae. aegypti* semble être l'espèce la mieux adaptée aux habitats urbains et *Ae. albopictus* préférer les habitats les plus ruraux (Gilotra et al. 1967, Chan 1971, Hornby et al. 1994, Braks et al. 2003, Tsuda et al. 2006, Cox et al. 2007).

I.2.4.2. Spécificité du paysage de Mayotte

Pourquoi une telle différence ? Le fait qu'*Ae. aegypti* ne montre pas une préférence pour les habitats urbains à Mayotte pourrait être lié au fait qu'il s'agit de la forme plus forestière de l'espèce. Toutefois cela n'explique pas que dans nos analyses *Ae. albopictus* préfère les habitats les plus densément construits et peuplés, ce qui n'est pas le cas dans les autres pays. Des différences de morphologie urbaine pourraient constituer une première explication. La densification du bâti observée à Mayotte reste faible (la plus forte proportion de bâti trouvée est de 64 %) et la densité d'habitants au sein des zones urbaines (aux alentours de 1000 à 2000 hab/Km² dans les zones les plus denses) est également peu élevée. A l'inverse, à Buenos Aires, à Rio de Janeiro ou en Floride, où l'on note une plus forte abondance d'*Ae. aegypti* dans les zones urbaines, la densité de population humaine est voisine de 15000 hab/Km² (Carbajo et al. 2006) et le bâti est également très dense (mais le pourcentage de bâti n'est pas mentionné). Autre point de comparaison, à la Réunion, le centre des villes a une densité aux alentours de 900 hab/Km² (INSEE 2007) finalement plus proche des densités de population de Mayotte. Une autre ressemblance entre les villes de la Réunion et celles de Mayotte correspond à la structure même de la ville où le non bâti est souvent végétalisé. Les orthophotos montrent bien ces zones végétalisées au sein de l'urbain. A Mayotte, malgré l'urbanisation grandissante, les habitations sont encore construites avec un espace de vie extérieur, souvent occupé par des zones d'ablution à ciel ouvert. De plus la densification se fait plus par concentration que par élévation de l'habitat, excepté à Mamoudzou où quelques immeubles commencent à apparaître. En outre, on passe très rapidement d'une zone très dense à une zone rurale sans habitation. L'adaptation à l'habitat urbain implique que les espèces y trouvent des sites

de repos, des hôtes pour se nourrir et des sites d'oviposition. Des études réalisées dans les villes à Buenos Aires ou en Louisiane montrent que les gîtes larvaires des *Aedes* sont plus fréquents dans les zones avec de la végétation (Focks et al. 1981, Vezzani et al. 2001). La présence de végétation en zone urbaine à Mayotte pourrait favoriser la présence d'*Ae. albopictus* qui y trouve les ressources nécessaires à son développement, qui seraient manquantes dans des centre urbains fortement construits et peuplés. Le paysage urbain de Mayotte serait ainsi très propice à l'installation d'*Ae. albopictus* et l'utilisation de la méthode du carroyage nous a permis d'appréhender assez finement les caractéristiques de ce paysage. Toutefois, les approches que nous avons développées n'ont pas toutes été efficaces pour l'étude de notre jeu de données mais pourrait s'avérer très utile dans d'autres circonstances.

I.2.4.3. Critique de la méthode

La typologie visuelle mise en place à l'échelle du carreau est intéressante, mais les zones échantillonnées sont majoritairement représentées dans 3 des 9 classes. Cette typologie non adéquate pour analyser notre jeu de données reste une approche intéressante pour discrétiser l'espace mahorais mais à une échelle plus large que celles nos zones d'études. Un échantillonnage sur des zones plus diversifiées permettrait de mieux voir le lien entre la typologie et la proportion d'*Ae. albopictus*. Par exemple, il faudrait échantillonner aux abords des mangroves pour analyser leur effet potentiel. Dans notre cas, le pourcentage de bâti à l'échelle du carreau ne renseigne pas sur la continuité de l'espace car le pas que nous avons utilisé (25 m) correspond à la taille d'une maison (l'espace du carreau étant un espace fini). Un pas plus grand aurait favorisé une meilleure prise en compte de l'environnement avoisinant la maison, qui a un effet sur l'abondance relative des espèces, mais il nous aurait fallu pour cela échantillonner plus de maisons sur un espace plus étendu. Avec notre méthode d'échantillonnage ce n'était pas l'échelle la plus appropriée.

Nous avons ensuite tenté une autre approche qui consistait à construire des polygones de 70 carreaux incluant chaque zone échantillonnée afin d'avoir une unité de surface entre les zones analysées. Cette approche aurait dû permettre de prendre en compte l'influence des proches voisins. Cependant, nous n'avons pas trouvé de corrélation par manque de répétitions. Notre jeu de données n'inclut que les 12 polygones d'échantillonnage et il aurait donc fallu ventiler les données sur une zone pour laquelle nous n'avions pas d'informations sur chaque carreau. Donc, cette manœuvre est loin des observations de terrain mais cette idée pourrait être approfondie. En effet nous pouvons

envisager de prospecter des zones de taille identique dans chaque localité, avec une morphologie plus ou moins similaire, et d'échantillonner toutes les maisons présentes dans ces zones pour pouvoir comprendre l'influence des divers paramètres de paysage agrégés à l'échelle du polygone sur l'abondance relative des moustiques.

Nous comprenons donc mieux l'avantage de l'utilisation des polygones de contour de l'IM, car dans ce cas de figure nous avons construit un polygone au sein duquel nous connaissions le statut de chaque carreau (présence / absence de gîtes et quantités de larves). Nous avons ainsi pu tenir compte de l'effet de la densité urbaine sur la zone et pas uniquement de la configuration du carreau. Afin de pouvoir identifier plus finement les facteurs expliquant l'abondance relative d'*Ae. albopictus* en zone urbaine il faudrait échantillonner tous les types de morphologie existant en zones urbaine et aussi avoir des unités de taille au sein de chaque entité urbaine et sans se focaliser uniquement sur les habitats traditionnels ou dégradés comme nous l'avons fait dans cette étude. Le système que nous avons développé est performant et aisé à utiliser. Il n'aurait pas été possible de réaliser ce type d'étude sans l'approche géographique et ses outils d'analyses spatiales.

I.2.5. Conclusion

Le système mis en place pour répondre aux questions que nous nous posons est voué à évoluer. En effet pour mieux comprendre la prédominance d'*Ae. albopictus* en zone urbaine, il conviendrait de s'intéresser de plus près aux pratiques humaines qui favorisent la présence de gîtes artificiels à l'extérieur, propices au développement de l'espèce (Delatte 2008, Bagny 2009). L'étude de ces aspects sociologiques pourrait renforcer notre compréhension de l'adaptation de cette espèce à l'espace anthropique. Une des évolutions du système mis en place serait d'intégrer d'autres types d'informations : socio-culturelles, nouvelles données entomologiques (abondances, génétique des populations) et épidémiologiques. Cette étude est une étape préliminaire à une étude plus globale visant à évaluer les risques épidémiologiques liés à la présence et à l'abondance des vecteurs sur l'île.

Des points de vue entomologique et écologique, ce travail a permis de voir que dans un contexte d'invasion biologique, l'adaptation de l'espèce à l'environnement envahi est très important et conditionne sa rapidité d'expansion. Il est donc très important de caractériser avec précision cet

environnement pour pouvoir prévoir au mieux les risques d'invasion de l'espèce dans d'autres zones. A Mayotte, il serait intéressant de poursuivre les investigations entomologiques afin de rendre compte de l'issue de l'interaction entre *Ae. albopictus* et *Ae. aegypti* (exclusion, coexistence ?) dans une situation qui pourrait constituer un cas modèle de suivi de l'invasion de cette espèce. Plusieurs questions restent toutefois à élucider : le déplacement des populations d'*Ae. aegypti* résulte-t-il d'une asymétrie dans la compétition interspécifique au stade larvaire en faveur d'*Ae. albopictus* ou d'autres mécanismes liés à des différences de stratégies de vie et de préférences écologiques entre les 2 espèces ?

I.2.6. Références bibliographiques

- Arab R., F. Minelli, F. Pirot, 2005. De la modélisation à l'implémentation : proposition d'une méthodologie pour le recensement des mares dans le Nord-Pas-de-Calais. SIG 2005. Conférence Francophone ESRI.
- Bagny, L., H. Delatte, N. Elissa, S. Quilici, and D. Fontenille. 2009. *Aedes* (Diptera: Culicidae) vectors of arboviruses in Mayotte (Indian Ocean) : distribution area and larval habitats. J Med Entomol. **46**:198-207.
- Bagny, L., H. Delatte, S. Quilici, and D. Fontenille. in press. Progressive decrease in *Aedes aegypti* distribution in Reunion Island since the 1900's. Journal of Medical Entomology. *In press*.
- Beck, L. R., B. M. Lobitz, and B. L. Wood. 2000. Remote sensing and human health: new sensors and new opportunities. Emerg Infect Dis **6**:217-227.
- Bizet, F. 1997. Carroyage et SIG urbain: les chômeurs à Rouen Mappemonde **2/97**:32-34.
- Braks, M. A. H., N. A. Honorio, R. Lourenco-De-Oliveira, S. A. Juliano, and L. P. Lounibos. 2003. Convergent habitat segregation of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera : Culicidae) in southeastern Brazil and Florida. Journal of Medical Entomology **40**:785-794.
- Carbajo, A. E., S. I. Curto, and N. J. Schweigmann. 2006. Spatial distribution pattern of oviposition in the mosquito *Aedes aegypti* in relation to urbanization in Buenos Aires: southern fringe bionomics of an introduced vector. Medical and Veterinary Entomology **20** : 209-218.
- Chan, K. L., B. C. Ho, and Y. C. Chan. 1971. *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes albopictus* (Skuse) in Singapore City.2. Larval Habitats. Bull. World Health Organ. **44**:629-633.
- Chan, K. L. 1971. *Aedes aegypti*(L) and *Aedes-Albopictus*(Skuse) in Singapore-City.4. Competition between Species. Bulletin of the World Health Organization **44** :643-649.

- Cox, J. 2007. The role of geographic information systems and analysis in area wide vector control programs. Pages 199-209 in S. Netherlands, editor. Area-Wide Control of Insect Pests.
- Cox, J., M. E. Grillet, O. M. Ramos, M. Amador, and R. Barrera. 2007. Habitat segregation of dengue vectors along an urban environmental gradient. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **76** : 820-826.
- Daniel, M., J. Kolar, and P. Zeman. 2004. GIS tools for tick and tick-borne disease occurrence. *Parasitology* **129 Suppl** : S329-352.
- Décamps, H. 2004. L'écologie du paysage ou l'ambition paysagère de l'écologie. Le point sur... (Institut Français Pour la Biodiversité) **5** : 2 pp.
- Delatte, H., J.-S. Dehecq, J. Thiria, C. Domerg, C. Paupy, and D. Fontenille. 2008. Geographic distribution and developmental sites of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) during a Chikungunya epidemic event *Vector-Borne and Zoonosis Diseases* **8**:25-34.
- Focks, D., S. Sackett, D. Bailey, and D. Dame 1981. Observations on container-breeding mosquitoes in New Orleans, Louisiana, with an estimate of the population density of *Aedes aegypti* (L). *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **30**:1329 - 1335.
- Gilotra, S. K., L. E. Rozeboom, and Bhattach.Nc. 1967. Observations on Possible Competitive Displacement between Populations of *Aedes Aegypti* Linnaeus and *Aedes Albopictus* Skuse in Calcutta. *Bulletin of the World Health Organization* **37**:437-446.
- Hay, S. I. 2000. An overview of remote sensing and geodesy for epidemiology and public health application. *Adv Parasitol* **47**:1-35.
- Hay, S. I., M. J. Packer, and D. J. Rogers. 1997. The impact of remote sensing on the study and control of invertebrate intermediate hosts and vectors for disease. *International Journal of Remote Sensing* **18**:2899-2930.
- Hornby, J. A., D. E. Moore, and T. W. Miller Jr. 1994. *Aedes albopictus* distribution, abundance, and colonization in Lee County, Florida and its effect on *Aedes aegypti*. *Journal of American Mosquito Control Association* **10**:397-402.
- Lajoie, G. 1992. Le carroyage des informations urbaines. Publication de l'Université de Rouen (PUR).
- Liu, J. and X. P. Chen. 2006. Relationship of remote sensing normalized differential vegetation index to *Anopheles* density and malaria incidence rate. *Biomedical and Environmental Sciences* **19**:130-132.
- McKinney, C. L. 2001. Effects of human population, area, and time on non-native plant and fish diversity in the United States. *Biological Conservation* **100**:243-252.
- Moloney, J. M., C. Skelly, P. Weinstein, M. Maguire, and S. Ritchie. 1998. Domestic *Aedes aegypti* breeding site surveillance: Limitations of remote sensing as a predictive surveillance tool. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **59**:261-264.
- O'Meara, G. F., L. F. Evans, A. D. Gettman, and J. P. Cuda. 1995. Spread of *Aedes albopictus* and decline of *Ae. aegypti* (Diptera: Culicidae) in Florida. *Journal of Medical Entomology* **32**:554-562.

- Pecoraro, H. L., H. L. Day, R. Reineke, N. Stevens, J. C. Withey, J. M. Marzluff, and J. S. Meschke. 2007. Climatic and landscape correlates for potential West Nile virus mosquito vectors in the Seattle region. *J Vector Ecol* **32**:22-28.
- Rinaldi, L., C. Cascone, G. Sibilio, V. Musella, R. Taddei, and G. Cringoli. 2004. [Geographical Information Systems and remote sensing technologies in parasitological epidemiology]. *Parassitologia* **46**:71-74.
- Tran, A., N. Poncon, C. Toty, C. Linard, H. Guis, J. B. Ferre, D. Lo Seen, F. Roger, S. de la Rocque, D. Fontenille, and T. Baldet. 2008. Using remote sensing to map larval and adult populations of *Anopheles hyrcanus* (Diptera : Culicidae) a potential malaria vector in Southern France. *International Journal of Health Geographics* **7** (9) : 1-12.
- Tsuda, Y., W. Suwonkerd, S. Chawprom, S. Prajakwong, and M. Takagi. 2006. Different spatial distribution of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* along an urban-rural gradient and the relating environmental factors examined in three villages in northern Thailand. *Journal of the American Mosquito control Association* **22** : 222-228.
- Vanwambeke, S. O., P. Somboon, R. E. Harbach, M. Isenstadt, E. F. Lambin, C. Walton, and R. K. Butlin. 2007. Landscape and land cover factors influence the presence of *Aedes* and *Anopheles* larvae. *Journal of medical entomology* **44**:133-144.
- Vezzani, D., S. Velazquez, S. Soto, and N. Schweigmann 2001. Environmental characteristics of the cemeteries of Buenos Aires City (Argentina) and infestation levels of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz* 96:467 - 471.
- Wood, B. L., L. R. Beck, R. K. Washino, K. A. Hibbard, and J. S. Salute. 1992. Estimating high mosquito-producing rice fields using spectral and spatial data. *International Journal of Remote Sensing* 13:2813 - 2826.

Chapitre II : Stratégies de vie d'*Ae. albopictus*

Les travaux présentés dans ce chapitre visent à préciser le rôle des interactions entre *Ae. albopictus* et son environnement abiotique et biotique dans la rapide expansion de l'espèce à l'île de la Réunion au cours du siècle dernier. Ce chapitre se décline en 2 sous chapitres.

Les populations d'*Ae. albopictus* en expansion depuis leur premier signalement à la Réunion ont montré une grande plasticité écologique en s'adaptant à une multitude de types de gîtes et de microclimats et en se nourrissant sur une large gamme d'hôtes. A l'inverse les populations d'*Ae. aegypti* sont en déclin depuis le milieu du XXème siècle. Actuellement, il ne persiste dans les ravines prospectées que de faibles populations de cette espèce, vivant en sympatrie avec des fortes populations d'*Ae. albopictus*. L'arrivée d'*Ae. albopictus* est suspectée d'avoir favorisé le processus de déclin des populations d'*Ae. aegypti*.

Le succès d'une invasion repose à la fois sur la capacité invasive de l'espèce et sur la réceptivité de la zone envahie. En se basant sur ce postulat, nous avons choisi de comparer les stratégies de vie développées par l'espèce invasive et par l'espèce résidente, dans le but de mieux comprendre les phénomènes observés dans la nature.

En premier lieu nous avons comparé les paramètres démographiques des stades larvaires et adultes des 2 espèces à différentes températures afin de mettre en évidence une éventuelle adaptation différentielle aux conditions abiotiques existant sur l'île. Les paramètres démographiques des populations des 2 espèces ont été établis lors d'expériences menées en laboratoire consistant à suivre le développement de cohortes de larves à différentes températures (entre 15°C et 35°C). Nous avons également suivi individuellement la fécondité et la longévité des adultes aux mêmes températures.

Aedes albopictus peut assurer un cycle complet allant du développement embryonnaire à la ponte dans la gamme de température comprise entre 20°C et 35°C. A 15°C les femelles survivent bien mais ne parviennent pas à pondre (Delatte et al. 2009). Les populations résidentes d'*Ae. aegypti* présentent les meilleures performances en termes de survie larvaire et de fécondité à 25°C, alors qu'à 20°C et 30°C, qui ne sont pourtant pas des températures extrêmes, on observe une baisse de leurs paramètres de développement et de fitness. L'intolérance aux températures chaudes (30°C), la faible survie larvaire et la faible fécondité sont autant de paramètres intrinsèques qui différencient ces populations locales de celles d'autres souches dans le monde. Au niveau des stratégies de vie

mis en place, *Ae. albopictus* présente à la fois une meilleure longévité (trait de type K) et une meilleure fécondité (traits de type r) alors qu'*Ae. aegypti* se développe plus rapidement (trait de type r) mais produit des œufs plus gros (trait de type K). L'invasion et la dominance d'*Ae. albopictus* et la restriction d'*Ae. aegypti* à quelques sites isolés pourraient en partie être liées à 2 différences majeures dans les profils d'histoire de vie. La meilleure survie larvaire et adulte et la plus grande efficacité dans la nutrition et la fécondité d'*Ae. albopictus* ne sont pas contrebalancées par une plus grande taille des oeufs et un meilleur taux d'éclosion chez *Ae. aegypti*. La gamme de température plus large tolérée par *Ae. albopictus* lui confère également un avantage par rapport à l'espèce résidente en favorisant son installation dans des zones présentant des microclimats plus variés.

Nous nous ensuite sommes plus particulièrement intéressés à l'interaction biotique entre les stades larvaires d'*Ae. albopictus* et d'*Ae. aegypti* en conditions d'alimentation et de densité de populations variables. L'interaction compétitive entre les larves d'*Ae. albopictus* et celles d'*Ae. aegypti* pour l'exploitation de la ressource est l'un des facteurs clé mis en avant pour expliquer le déclin des populations d'*Ae. aegypti* sur le continent américain (Juliano 1998, Braks 2004). A La Réunion, les populations d'*Ae. albopictus* et d'*Ae. aegypti* sont présentes sur les mêmes sites et les larves des deux espèces trouvées dans les mêmes gîtes. Ce chevauchement de niche écologique pourrait donc favoriser des interactions compétitives entre ces 2 espèces notamment au stade larvaire. Nous avons donc mis en place en laboratoire une série de conditions susceptibles de favoriser la compétition au stade larvaire. Afin d'évaluer la compétition par exploitation de la ressource, nous avons proposé des niveaux de ressources différents aux deux espèces en conditions d'interaction intraspécifique ou interspécifique. Nous avons également créé des situations d'éventuelle compétition par interférence en augmentant les densités larvaires présentes dans les gîtes. Pour évaluer la réponse des 2 espèces aux conditions testées nous avons étudié l'évolution de certains paramètres à l'échelle individuelle (survie, temps de pupaison et fécondité) et à l'échelle populationnelle (taux intrinsèque d'accroissement de la population).

Nous avons pu montrer que des deux espèces considérées, *Ae. albopictus* était le meilleur compétiteur dans toutes les conditions testées tant pour les paramètres individuels que populationnels. Aucune des conditions proposées n'a conduit à un déclin des populations de l'espèce invasive (c'est-à-dire à un taux d'accroissement de la population <0), alors que pour *Ae. aegypti* cette situation est observée lorsque la ressource proposée est limitée. Cette moins bonne

aptitude à la compétition par exploitation a pu favoriser l'exclusion des populations résidentes dans certains sites de coexistence des 2 espèces, conduisant à la prédominance d'*Ae. albopictus*. Les caractéristiques intrinsèques d'*Ae. albopictus* à l'île de la Réunion couplées à une faible résistance biotique du milieu à l'invasion par cette espèce, sont autant de raisons qui ont probablement favorisé son expansion sur l'île.

II.1. Traits d'histoire de vie d'*Ae.albopictus* et *Ae.aegypti* à la Réunion

Une version modifiée de ce chapitre fait l'objet d'un article intitulé :

Bagny, L., Delatte, H., David, P., Fontenille, D., Quilici, S. Comparative life history traits in *Aedes* mosquitoes community in Reunion Island. Soumis.

Could life history traits explain the displacement and reduction of resident populations of mosquitoes in Reunion Island?

Bagny, L.^{1,2}, Delatte, H.^{1,2}, David, P.³, Fontenille, D.⁴, Quilici, S¹.

¹ CIRAD, UMR, "Peuplements Végétaux et Bio-agresseurs en Milieu Tropical, CIRAD-3P, 7, Chemin de l'IRAT, Saint Pierre, Reunion Island ;² IRD, UR016, CIRAD-3P, 7, Chemin de l'IRAT, Saint Pierre, Reunion Island;³ UMR 5175, CNRS Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier Cedex, France;⁴ IRD, UR016, BP 64501, 34394 Montpellier, France Abstract;Corresponding author: leila.bagny@cirad.fr

Abstract

Distribution and abundance of invasive species and resident species are influenced by life history traits. Invaders are often assumed to display r- selected traits, enhancing their ability to colonize unoccupied areas; yet k-selected traits could confer them a competitive advantage in habitats occupied by related species. In this study we compare life history traits of two mosquitoes *Aedes aegypti* (a resident species) and *Aedes albopictus* (an invasive species) in Reunion Island to better understand the history and distribution of these species. *Aedes albopictus* has invaded all the island while *Ae. aegypti*, formerly widespread, persists only in relictual areas. The life history strategies of the two species do not suggest a simple trade-off between r- and K-selected traits, as the invasive species outperforms the resident for most traits. Moreover *Ae. aegypti* performs well only in a narrow temperature range around 25°C whereas *Ae. albopictus* is more tolerant to cold and hot temperatures. These differences in optimal life history traits and thermal requirements could explain why *Ae. albopictus* is now widespread while *Ae. aegypti* is relictual in La Reunion, an island characterized by a large variety of climates on short distances. The persistence of *Ae. aegypti* on the island may depend on a better tolerance to the local occurrence of very dry episodes owing to faster larval development and bigger eggs.

Key-words: mosquitoes, invasion, trade-off, coexistence

Introduction

The invasive ability of a species depends on its life history traits that condition its interaction with recipient ecosystems (Thuiller et al. 2006) and particularly resident communities (Byers 2002, Shea and Chesson 2002). Some authors argued that life history traits should be the results of adaptation to a particular environment (Reznick et al. 2002). Indeed, any successful invader must possess traits enabling it to tolerate the climatic conditions in its exotic range (Levine 2008). However, traits that confer a higher fitness in a given environment are not necessarily those that do so in another environment; traits important for invasion success also vary with the resident community (Levine 2008).

It is generally recognised that the probability of successful establishment of an exotic species is closely related to a high intrinsic rate of increase (r) that favours colonization of unsaturated habitats (Crawley 1986). The intrinsic rate of increase is positively affected by commonly called r -selected traits including a rapid development, an early reproduction, a small body size, often at the cost of a short adult longevity (Pianka, 1970); this life-history strategy is advantageous in a non competitive environment. It is frequently assumed that a species cannot maximize at the same time r -selected traits and K -selected traits that favour establishment in already occupied habitats. The strategy associated with K selective traits implies the persistence of individuals under habitats with low levels of resources and under conditions of competition (Pianka 1970), a situation which is common in the field. Many studies demonstrated a trade-off between colonization and competition ability, i.e. between r and K traits (Kneitel and Chase 2004, Duyck et al. 2007). Meta-analyses suggest that invaders are generally more r -strategists (Rejmanek and Richardson 1996) but the authors considered a group of species (i.e. *Pinus* spp.) which are pioneer species and invaded non-competitive areas. However, for invasions in occupied areas, invaders may be at the same time better competitors than resident species and good colonists (Duyck et al. 2007, Delatte et al 2009a). To improve our knowledge on links between life-history traits and invasion pattern more and more case studies must be conducted to compare life traits and ecology between invaders and resident species. Such a comparison is more meaningful when the taxa are closely related and the pattern of invasion observed in different situations.

A couple of mosquito species *Aedes (stegomyia) albopictus* (S., 1894) and *Ae. aegypti* (L., 1762), has been well studied because of their interest in public health as vectors of several arboviruses to human (Gratz 2004). However, there is also an ecological interest in studying these species as *Ae.*

albopictus is now invading areas all over the world in most of which *Ae. aegypti* is already present (Juliano 1998, Benedict et al. 2007, Lounibos 2007). *Ae. albopictus*, the Asian tiger mosquito, is originating from forest areas of Southeast Asia and has invaded various parts of the world during the last 30 years (Benedict et al. 2007). Its spread was further enhanced by the increase in intercontinental trade that occurred during the 20th century. The relationship between the spread of *Ae. albopictus* and human activities has been well illustrated by the intercontinental shipment of tires, which was responsible for the introduction of this species into the USA in 1985 (Hawley 1988). On the other hand *Ae. aegypti*, native to Africa, is considered widespread in tropical and inter-tropical countries between latitudes of 45°N and 35°S (Christophers 1960). It had spread to the Americas many years ago, accompanying the slave trade (Tabachnik and Powell 1979), whereas in Asia, its distribution followed trade and colonization routes. In areas where *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti* co-occur, both species often share the same larval habitats such as in Cameroon (Simard et al. 2005), in the south of the USA (Florida, New Orleans and Savannah) (Juliano et al. 2004) or in Brazil (Braks et al. 2003). On the American continent, *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti* co-occur in urban and suburban areas probably due to local conditions and availability of resources, whereas *Ae. albopictus* is found alone in rural areas. However, after the introduction of *Ae. albopictus*, the reduction or displacement of resident populations, principally those of *Ae. aegypti*, were observed in various cases and field experiments confirmed the superiority of *Ae. albopictus* in competition studies (Lounibos et al. 2001, Juliano et al. 2004). Many studies aiming at understanding the worldwide expansion of *Ae. albopictus* and its effect on resident species were focused on interspecific interactions at larval stages (Juliano 2009). Only few studies aimed at identifying life history traits of mosquitoes to explain the pattern of distribution and invasion observed in the world (Juliano et al. 2002, Costanzo et al. 2005) whereas for plants or other insects this aspect has been well documented (Crawley 1986, Duyck et al. 2007, Delatte et al. 2009a).

In the southwestern Indian Ocean *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti* are both present but their pattern of distribution varies greatly between the islands. *Aedes albopictus* has been established since several centuries, in connection with human population migratory episodes from Southeast Asia. It is present since many years in Mauritius, in Rodrigues, in the Seychelles and in Madagascar where *Ae. aegypti* also occurs (see map in Delatte et al. 2008). In the Comoros archipelago the occurrence of *Ae. aegypti* is known for a long time in all islands and *Ae. albopictus* is present only in Mayotte where it is in expansion since 7 years (Bagny et al. 2009a). In Reunion Island, the first description of *Ae. albopictus* dates back to 1913 (Edwards 1920) probably introduced via trade with the Indian / Indonesian subcontinent, or from the east coast of Madagascar. Since the fifties, *Ae. albopictus* has been the dominant *Aedes* species in the island below 1200 m (Hamon 1953). It occurs either in

inhabited areas or in more rural areas such as gullies and it is currently distributed in a large range of natural and artificial larval habitats (Delatte et al. 2008). *Aedes aegypti* was first described in Reunion Island in 1902 and it was quoted as one of the most common Culicidae encountered on the island (Hamon 1953). However since the fifties *Ae. aegypti* only occurs on the Western coast of the island in natural habitats such as rock holes from sea level up to an altitude of 650 m (Hamon 1953). *Ae. aegypti* is known to be a complex of species (Christophers 1960) exhibiting morphological and behavioural variation (McClelland 1971). In most areas with occurrence of different forms of *Ae. aegypti*, the formosus form occurs in rock holes and rarely bite humans, whereas the domestic form (also called typicus form or *Ae. aegypti aegypti*) lives near humans and colonizes especially artificial containers (Tabachnik and Powell 1979, Parker et al 1983). In Reunion Island, the domestic form of *Ae. aegypti* was identified based on morphological criteria. Indeed, this population has been observed biting humans in the field (personal observation) and is also a competent vector for dengue (Failloux et al. 2002) which seems to confirm the domestic characteristics of the population. However, the ecology of *Ae. aegypti aegypti* occurring in the island today is closer to the ecology of the rural form (*Ae. aegypti formosus*) as the species is found only in rural areas in natural sites. This population might have been displaced from more domestic areas since the middle of the 20th century by a combination of large use of DDT and the arrival of *Ae. albopictus* in the island (Bagny et al. 2009c). Moreover, since the 50's this mosquito resident population is continuously decreasing (Hamon 1953, Bagny et al. 2009c). Today, this native species is rare and only persists as residual populations restricted to few rural locations and always found in sympatry with *Ae. albopictus* at the larval stage.

This study aims at shedding some light on the pattern of the decline of a resident species in Reunion Island following the invasion by a non native species focusing on the couple of species *Ae. aegypti/Ae. albopictus*. This system is a good opportunity to test our hypothesis of a relationship between invasivity and life history traits as both species belong to the same genus and are very similar ecologically. First we discuss about the characteristics of the resident species population as it is the first time it has been investigated. Then we try to identify the traits that have enabled *Ae. albopictus* to be a successful invader and to displace *Ae. aegypti* in Reunion Island.

Materials and methods

Study area and collection sites. Reunion Island (21°06'S; 55°36'E) is a French island (2500 km²) in the Indian Ocean, situated at 1000 km east of Madagascar and at 300 km west of Mauritius. The island is under a subtropical climate with two distinct seasons: a cool and dry winter from May to October and a warmer, rainy summer from November to April. It has a peculiar topography with mountains in the centre of the island up to 3,000 m high, generating different microclimates from a rainy east coast to a drier west coast. Data concerning monthly rainfall from April 2007 to August 2008 were obtained from the Météo France/Cirad database. During this period of time, field surveys were performed monthly to detect the presence of *Ae. aegypti* in western gullies already defined as positive for its presence and in eastern ravines always described as negative (Fig.1).

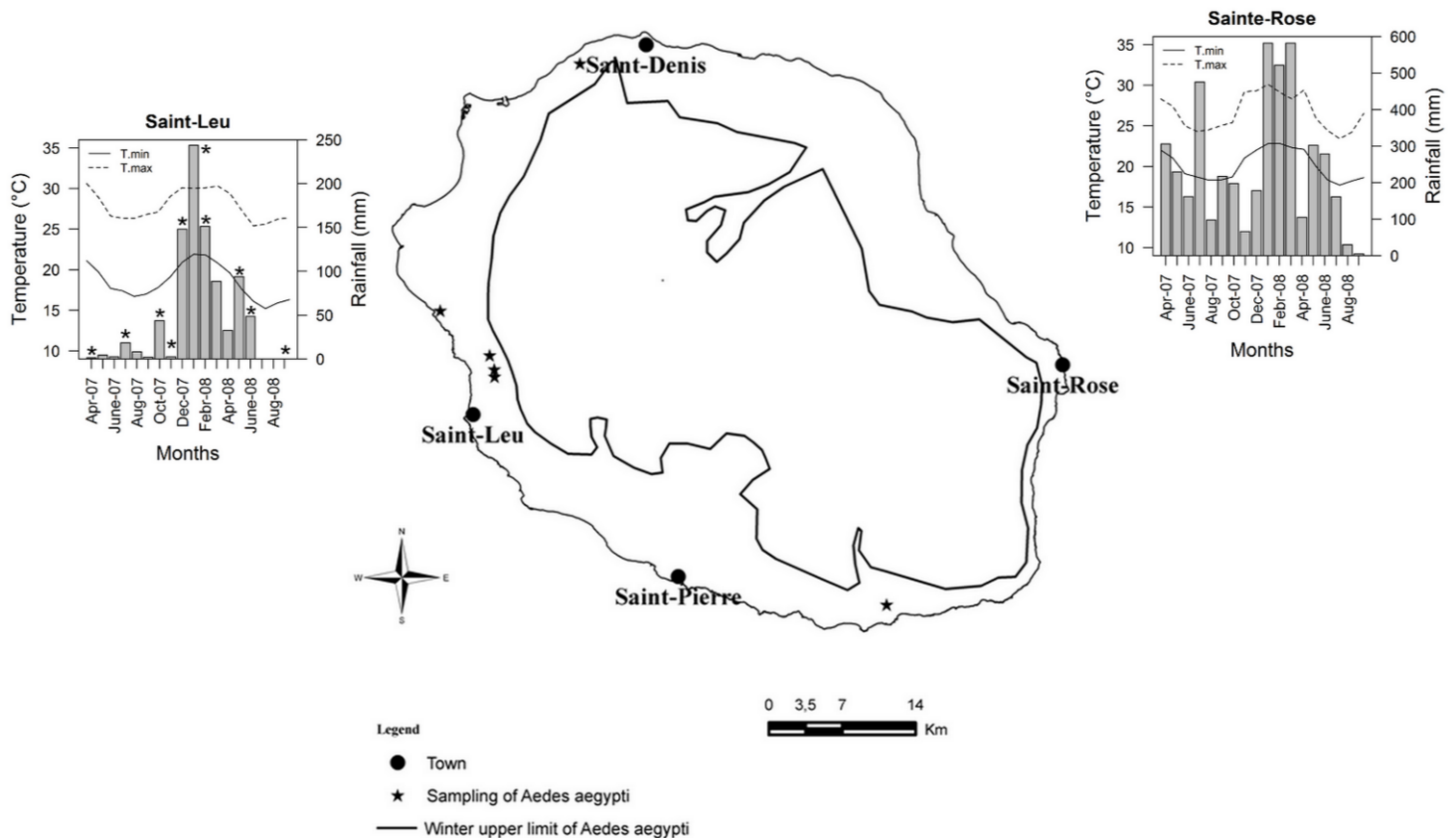


Fig. 1. Average rainfall for an eastern (Sainte-Rose) and a western location (Saint-Leu) in Reunion Island. Black stars on the map represent sampled sites positive for the presence of *Ae. aegypti* and black stars on the graph correspond to months where *Ae. aegypti* has been found. *Ae. albopictus* is present in all areas between sea-level up to its winter highest altitude limit (black line). During the summer some higher sites were found positive but they were not represented here (see Delatte et al. 2008).

Biological material and rearing conditions for laboratory studies. A laboratory strain of *Ae. aegypti* was initiated from individuals collected in rock holes in gullies of the Western part of Reunion Island. As the species is difficult to find in the field, the colony was initiated with an average of 100 individuals. Laboratory rearing was conducted in big cages (60cm x 60cm x 40cm) at constant temperature ($25\pm 1^{\circ}\text{C}$) and a natural photoperiod provided by a transparent plastic roof at the top of the room. Mouse blood meals were offered to mosquitoes twice a week for colony maintenance. Mice were anesthetized with a pentobarbital (Dolethal) injection before introducing them in the rearing cage for 1 hour. Mosquitoes of generations F2 and F3 were used for the different experiments. This study was conducted in accordance with the National Institutes of Health Guide for the Care and Use of laboratory animals and was approved by the Direction des Services Vétérinaires of Reunion Island.

Environmental chambers (Sanyo MLR-350; Sanyo, Osaka, Japan) were used for the experiments. They were programmed with a photoperiod 12:12 h (L: D) under 5 constant temperatures (15, 20, 25, 30 and $35\pm 1^{\circ}\text{C}$). In these experiments, the relative air humidity was controlled using a thermo-hygrometer (HOBO H08-004-02; Onset, Pocasset, MA) and on average $75\pm 10\%$ RH.

Immature stages

Egg Stage. The eggs freshly laid on wet pieces of paper were incubated at 20°C and 75% RH for 5 d until the beginning of the experiment. The egg viability and incubation period experiments were performed using 100 eggs (that were supposed to be viable based on their morphological aspect under binoculars) for each of the five temperatures tested. Eggs were placed in batches of 10 in plastic containers filled with 100 ml dechlorinated water supplemented with a small amount on average 1 mg of brewer's yeast (Agros Organic, NJ). Ten replicates (of 10 eggs each) were performed for each of the temperatures tested. The 10-egg papers were left in water for 5 d, and the number of hatched eggs was recorded daily. Every 5 days, the eggs were taken out of the water and dried for 2 days. This procedure was repeated 3 times and at the end of the experimental period, unhatched eggs were considered as non viable. Such a treatment causes a hydric stress and stimulates egg hatching by simulating precipitation renewal of water in larval habitats in the field (Hawley 1988).

Larval stage. The larval development was studied at 5 constant temperatures ($15\text{--}35^{\circ}\text{C}$), and for each temperature 10 repetitions of 10 larvae each were monitored. After egg hatching, larvae < 2 hours were isolated in groups of 10 in containers filled with 100 mL dechlorinated water plus 2.5 mg of brewer's yeast. The larval instars were identified daily and recorded by observation of larvae and

confirmed by the presence of exuviae. Larvae were supplied daily a quantity of food increasing according to the developmental stage (0.25 mg per L1, 0.50 mg per L2, 0.75 mg per L3 and 1 mg per L4).

Statistical analyses. Data on immature stages obtained for *Ae. aegypti* were compared with those of *Ae. albopictus* obtained from a previous study (Delatte et al. 2009b). For all pre-imaginal stages, the survival rates of both species were compared using a generalized linear model with logit link function and using a binomial distribution. We have verified if the dispersion parameter of the models was different from one. This parameter turned out to be always upper than unity so we used the quasibinomial family in the models to account for overdispersion. The effects of parameters (species, temperature and interaction) on the survival rate of each instars were included in the models. Differences in mean developmental time from L1 to adult were compared between both species at each temperature using a Wilcoxon test. All statistical analyses were performed using R software (R Development Core Team 2008).

Adult stage

Longevity and fecundity tests. Eggs of the F3 generation were used for this experiment. Egg hatching and larval rearing were performed in environmental chambers at 25°C. After emergence, females and males of the same age (< 6 h) were individualized and placed by pairs within small cages (length: 15 cm, width: 7 cm, height: 5 cm) covered with white 0.4-mm polyester mesh. In each cage, a piece of cotton soaked with 10% sugar solution and a cylindrical egg-laying device (4.5 cm diameter and 1.5 cm height) filled with water in which an egg-laying paper was placed, were provided. Every day, the cotton soaked with 10% sugar solution was removed, and an anesthetized mouse was offered for 1 h. After exposure of the mouse, a new piece of cotton soaked with 10% sugar was supplied and each female was observed to see if it took a blood meal. Every day, the egg containers were checked and eggs were removed and counted for each couple at each temperature. After each count, the egg-laying paper in each container was replaced by a fresh one. This treatment lasted until the death of the female mosquito. Two experiments with 30 couples each at 15, 20, 25, 30 and 35°C were carried out.

Egg size. For each species, the length of 200 randomly chosen eggs collected from the stock colony was measured with a binocular microscope (x30). The eggs were two week-old and maintained at 20°C. Differences among species in egg length were analysed by one-way ANOVA followed by a Student test.

Pre-blood meal and frequency of blood meals. The pre-blood meal period was considered as the period from adult emergence until the first blood meal. The frequency of blood meals is an

epidemiological parameter used to approximate biting rates of the mosquitoes. It was calculated as the average number of blood meals taken during the whole life of females whether oviposition occurred or not.

Calculation of demographic parameters. Demographic parameters were computed using standard methods (Carey 1982, Ebert 1999). Immature age-specific survivorship rates were interpolated as in Carey (1982). Confidence intervals for demographic parameters were estimated as the 2.5 and 97.5 percentiles of a bootstrap distribution resampled 1,000 times (Efron and Tibshirani 1993). For the demographic parameters, the assumption of a 1:1 sex ratio was used.

Results

Life table, survivorship, development duration of pre-imaginal stages. Life tables were constructed from the number of each larval stage of *Ae. aegypti* entering each stage as for *Ae. albopictus*. *Aedes aegypti* exhibited a constant egg hatching rate close to 70% whatever the temperature considered between 15°C and 30°C (pairwise Proportion test “Benjamini & Hochberg (BH)” correction, $P > 0.05$), dropping below 60% only at 35°C. In comparison, *Ae. albopictus* maximal hatching rate was slightly above 60% at 20°C (Fig. 2b); for all other temperatures tested this species showed lower hatching rates than *Ae. aegypti* (pairwise Proportion test with “BH” correction, $P < 0.05$). For *Ae. aegypti* the average time for egg hatching (4.5 days) did not significantly differ between temperatures (Table 1) and was almost 1 day shorter than average time for *Ae. albopictus* (Wilcoxon test, $P > 0.05$).

Table 1. Developmental time of immature stages of *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* (Delatte et al 2009). Different letters refer to significant differences in the developmental length between temperature for a particular stage of *Ae. aegypti* (Wilcoxon test). * refer to significant differences in the developmental length between *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* for a particular stage and temperature (Wilcoxon tests); significance: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.0001$

T (°C)	Species	Eggs-L1		L1 - L2		L2 - L3		L3 - L4		L4 - Nymph		Nymph - Adult		L1 - Adult		Sex-ratio (%)
		Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	
15	Aeg	5,3 ± 0,4 a		5,7 ± 0,1 a		5,5 ± 0,1 a		6,5 ± 0,4 a		11,4 ± 0,6 a		6,0 ± 2,0		29,0 ± 2,0		50
	Albo	7,4 ± 1,8		5,6 ± 0,3		3,3 ± 0,2 ***		4,6 ± 0,2 ***		13,4 ± 0,8 *		8,7 ± 0,6		35,0 ± 0,9 **		47,5
20	Aeg	4,0 ± 0,3 a		2,4 ± 0,1 b		1,7 ± 0,1 b		1,4 ± 0,1 b		4,7 ± 0,1 b		3,6 ± 0,1 a		12,7 ± 0,3 a		40
	Albo	2,9 ± 0,4 **		3,0 ± 0,2 ***		1,4 ± 0,2 **		2,1 ± 0,3 ***		4,1 ± 0,3 **		4,1 ± 0,2 ***		14,4 ± 0,4 ***		43,5
25	Aeg	3,9 ± 0,3 a		2,1 ± 0,1 c		1,3 ± 0,1 c		1,7 ± 0,1 c		2,5 ± 0,2 c		2,3 ± 0,1 b		9,3 ± 0,3 b		38
	Albo	4,5 ± 0,7		2,1 ± 0,2		1,2 ± 0,2		1,2 ± 0,1 ***		3,3 ± 0,2 ***		2,7 ± 0,1 ***		10,4 ± 0,7 *		41
30	Aeg	4,7 ± 0,1 a		1,6 ± 0,1 d		1,3 ± 0,1 c		2,2 ± 0,2 cd		2,9 ± 0,3 c		1,7 ± 0,1 c		8,2 ± 0,4 b		42
	Albo	6,7 ± 0,7 ***		1,4 ± 0,1 *		1,3 ± 0,1		1,4 ± 0,2 ***		3,6 ± 0,3		1,9 ± 0,1 **		8,8 ± 0,6		46,3
35	Aeg	4,7 ± 0,4 a		1,1 ± 0,0 c		1,5 ± 0,1 bc		2,9 ± 0,3 d		1,0 ± NA		1,0 ± NA		5,0 ± NA		100
	Albo	7,1 ± 0,8 ***		1,7 ± 0,1 ***		1,2 ± 0,1 **		2,4 ± 0,4		6,8 ± 1,1		1,7 ± 0,7		12,3 ± 0,7 **		66,6

Survivorship from L1 to adulthood for *Ae. aegypti* was drastically affected by temperature (Fig. 2a). The best survivorship (61%) was observed at 25°C but a 5°C increase or decrease around this optimum led to a survivorship lower than 40%. At extreme temperatures (15°C and 35°C) the species was unable to reach adulthood (only 1 and 2 adults of *Ae. aegypti* were obtained from L1 at 35°C and 15°C respectively). In comparison *Ae. albopictus* was also poorly tolerant to warm temperature (around 35°C) but had a consistently higher survival than *Ae. aegypti* at all other temperatures (Wilcoxon test, $P < 0.05$) with the survivorship always $> 50\%$ between 15°C and 30°C. The duration of development from L1 to adult significantly increased at cold temperatures in both species (pairwise Wilcoxon test with “BH” correction, $P < 0.05$) and for *Ae. aegypti*, it varied on average from 5 days (at 35°C) to 29 days (at 15°C) (Table 2). However, as at 35°C only one adult emerged, the shortest developmental time occurred at 30°C. Pre-imaginal development times were almost the same for both species at 30°C and averaged 8.5 days (Wilcoxon test, $P > 0.05$). Conversely, for the other temperatures, the adults of *Ae. aegypti* always emerged before those of *Ae. albopictus*, the difference being on average 1 or 1.5 days between 20°C and 25°C (Wilcoxon test, $P < 0.05$). Effects of the variables (temperature, instar, species) and the interactions tested on the larval survival rate were significant (Table 1). However, as the main effect on survivorship was due to larval instar (Table 1) five generalized linear models were built (still on binomial data) for each larval instar. Differences in survival rate between instars only occurred at 35°C for *Ae. albopictus* whereas they were already observed at 20°C and 30°C for *Ae. aegypti* but it depended on larval instars considered (Fig. 2b). In general, differences observed between *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti* survival rate from L1 to adult (Fig. 2a) were principally due to different effects of temperature on L3 and L4 instars. From L1 to L2 instars, survival rate exceeded 80% whatever the temperature considered for both species. L3 instar was the first one really affected by temperature for *Ae. aegypti* (Fig. 2b, Table 1) especially warm temperature as survivorship rate decreased from 30°C. The survival rate of L4 instar was differentially affected by temperature in the two species (Fig. 2b, Table 1) as this instar showed lower and more temperature-dependent survival rate in *Ae. aegypti* than in *Ae. albopictus*. Nymph survival rate was impaired by cold temperature (15-20°C) for *Ae. aegypti* and by hot temperatures (35°C) in *Ae. albopictus*.

The observed sex ratio ranged from 38 to 50% for *Ae. aegypti* except at 35°C where only one female emerged (Table 2). The ratios found were not different between 20°C and 30°C for both species and not significantly different from 50% (Binomial test, $P > 0.05$).

Table 2. Results of analysis of deviance (a) on survivorship of immature stages and (b) on survivorship of each immature stage. All the effects tested in the model are given and their significance is indicated (corresponding *P*-values). Deviance corresponds to the changes in deviance due to the addition of the “effect” term from the referenced model. Code for effects: i= instar, s= species, t= temperature.

Effects	Terms included in reference model	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev
(a)					
i	none	4	335.29	443	1278.29
s	i	1	38.50	442	1239.80
t	i + s	4	288.03	438	951.76
i * s	i + s + t	4	108.31	434	843.46
i * t	i + s + t + i*s	16	139.39	418	704.07
s * t	i + s + t + i*s + i*t	4	12.08	414	691.99
i * t * s	All	16	48.15	398	643.84
(b)					
1st larval stage					
s	none	1	16.12	92	128.98
s + t	s	4	14.79	88	114.19
s * t	s + t	4	7.15	84	107.04
2nd larval stage					
s	none	1	0.38	92	132.98
s + t	s	4	31.71	88	101.27
s * t	s + t	4	5.62	84	95.66
3rd larval stage					
s	none	1	11.95	92	291.21
s + t	s	4	71.65	88	219.56
s * t	s + t	4	27.01	84	192.54
4th larval stage					
s	none	1	113.91	85	340.76
s + t	s	4	199.72	81	141.04
s * t	s + t	4	5.12	77	135.92
Nymphal stage					
s	none	1	0.49	77	241.50
s + t	s	4	113.49	73	128.00
s * t	s + t	4	15.32	69	112.68

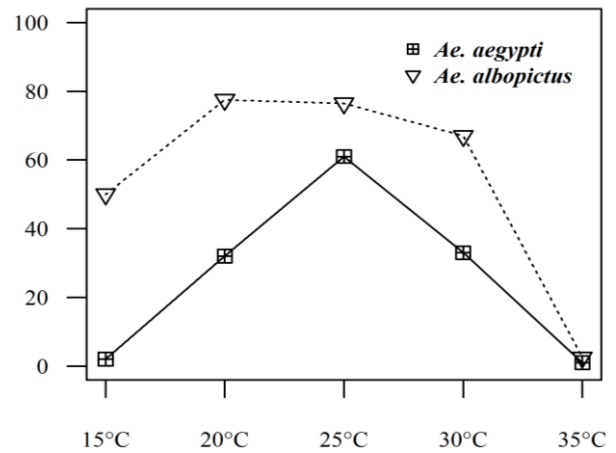


Fig. 2a. Survival rates (%) from L1 to adult stage of *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* at 5 constant temperatures

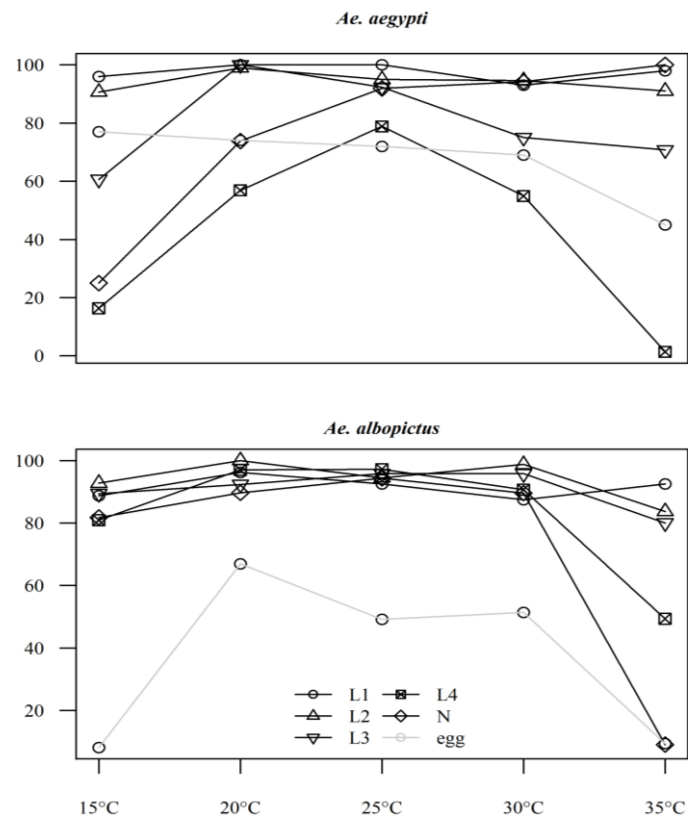


Fig. 2b. Survival rates (%) of all immature stages of *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* at 5 constant temperatures

Demographic parameters. Demographic parameters were not calculated at 15°C because no egg laying was observed at this temperature for both species. The gross reproductive rate was similar between the two species at 20°C and 25°C considering overlapping confidence intervals (Fig. 3). At 30°C and 35°C this parameter was significantly higher for *Ae. albopictus*; this is particularly well illustrated at 30°C as GRR of *Ae. albopictus* (195.03) is more than ten times higher than the one of *Ae. aegypti* (15.07). The net reproductive rate (R_0) is always significantly higher for *Ae. albopictus* in comparison with *Ae. aegypti* at all temperatures tested except at 35°C where this parameter is almost null for both species (Fig. 3). The intrinsic rate of increase (r) was positive at 25°C and 30°C for both species. At 25°C this parameter was almost the same for both species (0.108 for *Ae. aegypti* and 0.140 for *Ae. albopictus*). At the other temperatures, the intrinsic rate of increase was higher for *Ae. albopictus*. At 20°C and 35°C the negative values obtained for this parameter for *Ae. aegypti* (-0.005 and -0.45 respectively) predicted a decrease in the population (Fig. 3).

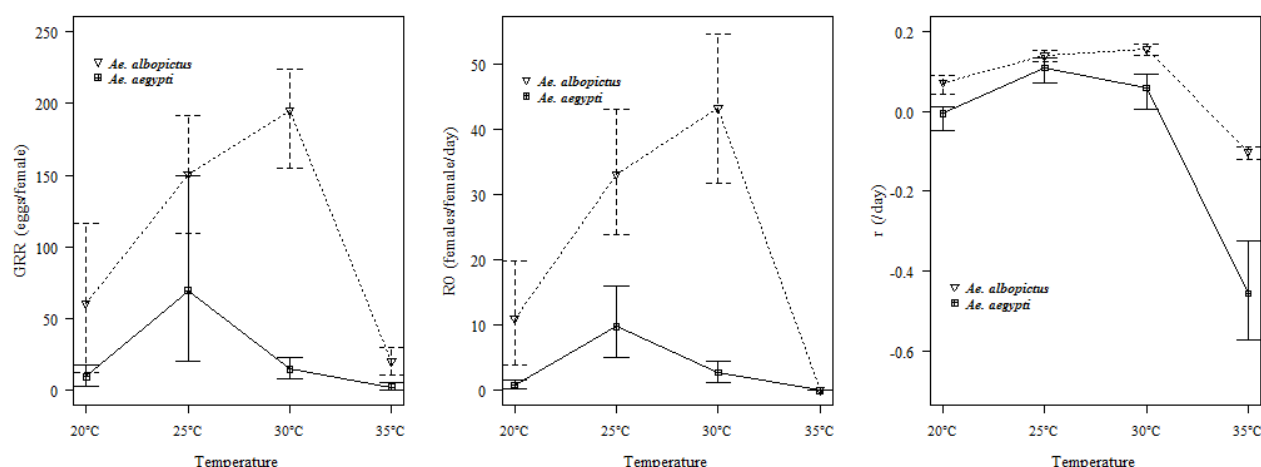


Fig. 3. Demographic parameters (a- Gross reproductive rate, b- Net reproductive rate, c-Intrinsic rate of increase) of both species at different temperature. Confidence intervals were estimated as the 2.5 and 97.5 percentiles of a bootstrap distribution resample 1,000 times.

Pre-blood meal and frequency of blood meal. For *Ae. aegypti*, blood feeding activity was recorded between 20°C and 35°C (Table 3) and the time between adult female emergence and the first blood meal was similar at all temperatures, around 5 days (Wilcoxon test, $P > 0.05$). At all temperatures there were more females *Ae. albopictus* that had fed than *Ae. aegypti* (Table 3). At 15°C *Ae. aegypti* females were unable to feed whereas *Ae. albopictus* ones could feed but could not lay any eggs. In proportion, there were less gorged females that had laid eggs in *Ae. aegypti* population than in *Ae.*

albopictus one (Table 3). There were no significant effects of temperature (between 20°C and 35°C) on the average number of blood meals (between 1 and 2) taken by *Ae. aegypti* females (Fig. 4). Conversely, *Ae. albopictus* fed significantly more at 25°C and 30°C (around 3 and 4 blood meals respectively) than at other temperatures and in comparison with *Ae. aegypti*.

Egg size. Egg size differed markedly between the two species (ANOVA, $F=105.43$, $df=1$, $P<0.0001$). It was significantly larger in *Ae. aegypti* ($0.489\text{ mm} \pm 0.002$) than in *Ae. albopictus* ($0.461\text{ mm} \pm 0.002$) (Student test, $P<0.0001$).

Table 4. Average time (in days) between emergence and first blood meal for females of *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus*

T (°C)	Species	Emergence to first blood meal			
		n	Mean	se	min
15	Aeg	0	0.00		
	Albo	15	15		
20	Aeg	19	6.40	± 2.8 a	3
	Albo	23	5.39	± 1.3	3
25	Aeg	23	5.10	± 1.2 ab	3
	Albo	27	5.54	± 1.2	3
30	Aeg	20	5.05	± 1.18 ab	2
	Albo	23	4.17	± 1.18	2
35	Aeg	13	3.00	± 0.80 b	1
	Albo	18	10.84	± 0.8 **	1

Different letters refer to significant differences between temperature for *Ae. aegypti* at the 5% level (Wilcoxon test). * refers to significant differences between *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* for a particular temperature. Min: minimal period of time recorded; n: Number of blood feeding females; m: Number of eggs laying females

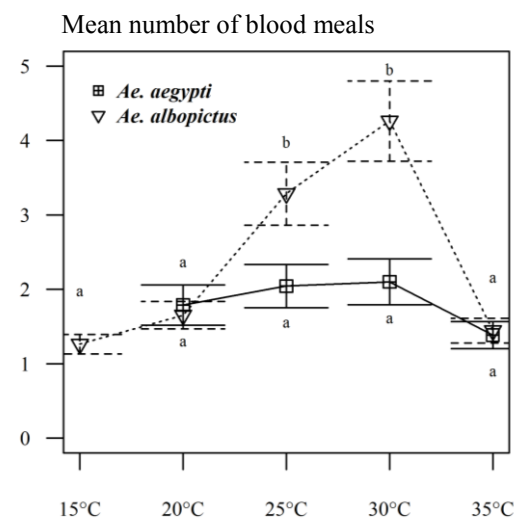


Fig. 3. Mean number of blood meal taken by *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* at 5 constant temperatures

Discussion

The life-history strategies of *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti* in Reunion island markedly differ which could account for their differential distribution and decline of the resident species.

First, the resident species exhibits particular traits that differ from what is commonly admitted for this species when it is well established in an area; these traits could partially explain the low abundance and occurrence of the species in the field. *Aedes aegypti* was very sensitive to

temperature variations. Among the range of temperature tested, 25°C was the only favourable temperature for larval stages from L1 to adulthood (60% survival rate). In comparison only 30-35% of L1 larvae were able to reach the adult stage at 20°C and 30°C respectively. In some countries invaded by *Ae. aegypti* either since a long time (more than 450 years ago) such as USA or Argentina, or since a shorter time period (introduction during the 19th century) such as Thailand or Australia (Tabachnik 1979), survival rates from L1 to adulthood were higher than for our population around 75% to 100% at temperatures ranging from 20 to 30°C (Southwood 1972, Rueda et al. 1990, Tun-Lin et al. 2000, Tejerina et al. 2009). In our study, the remarkable reduction of survivorship from L1 to adulthood of *Ae. aegypti* observed at 20°C and 30°C in comparison with 25°C (around 50%) was due to a high mortality at 4th larval instar. *Aedes aegypti* of Reunion Island also exhibited impaired pre-imaginal development at extreme temperatures (15 and 35°C) as only one and two adults emerged from L1, respectively. Most of the strains of *Ae. aegypti* in the world are also sensitive to low temperatures and show no or low survivorship from eggs to adults around 15°C (see Christopher 1960, Clements 1992). On the other hand, these reviews presented a better survival rate than ours at 35°C, on average 60-70%, and a lethal temperature for larval development around 38°C whatever the population considered. This high tolerance to warm temperature is generally admitted for *Ae. aegypti* in many parts of the world (Christopher 1960). The rate of larval development for *Ae. aegypti* from Reunion Island was a linear function of temperature within a narrow temperature range of 20°C to 30°C ($y=0.0055x-0.0274$). Mean development time found in our study for temperatures tested is included in the range of time period described for the immature development of several strains of this species at these temperatures (Christopher 1960, Tun-Li et al 2000). However conditions of experimentations vary so greatly between studies that it is difficult to make more precise comparisons. Our study was conducted in the lab with a population close to field populations (2nd and 3rd generations). So the low values found for larval parameters could result from a bad adaptation of the strain to laboratory conditions. Nevertheless most of the studies used here as examples were led with field populations generally not adapted to controlled condition.

The optimum temperature for adult longevity of our *Ae. aegypti* strain is still 25°C ($e_0= 22.2$ days) and a 5°C variation around this temperature negatively affects this parameter as for larval stages. In the literature, the longevity of females varies greatly (from 11 to 57 days), mostly depending on the population, and even on the subpopulation considered (Tejerina et al. 2009). Comparison in demographic parameters between *Ae. aegypti formosus* occurring in Tanzania and those of the typicus form from North America showed better longevity of females of the typicus form (varying from 20 and 25 days at 27°C) than the one of the formosus form (on average 17-19 days at 27°C) (Lansdowne and Hacker 1975). Females of Reunion Island population were closer to the one of the

typicus form considering longevity parameter. The net reproductive rate of Reunion island population was always lower (on average 10 times) than data presented in the literature as the strains from North America, Tanzania or Puerto Rico showed a net reproductive rate between 110 and 200 (Lansdowne and Hacker 1975, Naksathit and Scott 1998). Similarly, *Ae. aegypti* populations (typicus or formosus) studied by Lansdowne and Hacker (1975) presented an intrinsic rate of increase around 0.4 which is four times higher than for our population. The fecundity of females and the blood feeding frequency were reported to increase with the increase of temperature between 25°C and 35°C for *Ae. aegypti* as shown for populations from Thailand (Scott et al 2000, Strickman et al. 2006) but once more, it is not the case for *Ae. aegypti* of Reunion Island. Due to the complexity of *Ae. aegypti* strains in the world and the large range of variation in demographic parameters from one strain to another, usually resulting from different adaptations to environment, it is not easy to determine to which strain our population is closest. *Aedes aegypti* of Reunion Island resembles the other strains of the world by being intolerant to cold temperature, but it is considerably less resistant to warm temperature than most other strains and it is performing in a narrower range of temperature. So the extreme sensitivity to temperature, the low survivorship at larval stages and the low fecundity are intrinsic parameters that could partly explain the scarcity of this mosquito on the field in Reunion Island. In fact this species was found in less than 40 larval habitats during more than one year of survey in 2007-08; whereas *Ae. albopictus* is common everywhere on the island (Bagny et al. 2009c).

At larval stages, the invasive species exhibited higher survival rates than *Ae. aegypti* for all temperatures. Parameters of adult stage were similar at 25°C except for fecundity that was higher for *Ae. albopictus*. This species also performed better than *Ae. aegypti* at 20°C and 30°C both for fecundity and for longevity. Whatever the temperature, there were always more females of *Ae. albopictus* that fed and laid eggs. In Indonesia *Ae. albopictus* also had a more active feeding activity than *Ae. aegypti* but only under low temperature (Soekiman et al 1984). In the latter study, females of this *Ae. aegypti* strain stopped taking blood meals at temperatures lower than 17°C (which is comparable with our study), whereas *Ae. albopictus* was still able to take a blood meal until 13°C. The ability of a mosquito to be a good vector of infectious agents is related to its blood-feeding behavior (Soekiman et al 1984). In Reunion Island, *Ae. albopictus* fed 1.5 to 2 times more than *Ae. aegypti* (at 25°C and 30°C respectively) during the female life span. Indeed *Ae. albopictus* living in anthropogenic areas has much more contacts with humans than *Ae. aegypti* known to colonize essentially inhabited areas on the island. So from an epidemiological point of view, these observations imply a higher probability of transmission of an arbovirus to humans for *Ae.*

albopictus, considering that once the virus has disseminated from the midgut to the salivary glands of the mosquito, the infected mosquito will always transmit the virus (see Vazeille et al 2003). Despite a good vector competence for Dengue virus in the lab, *Ae. aegypti* might be poorly implicated in arboviroses transmission in the field (Failloux et al. 2002).

All demographic parameters of *Ae. aegypti* end up being lower in this species than in *Ae albopictus*. The large difference between the two species in terms of demographic parameters could partially explain their spatial distribution pattern in the island. In fact, *Ae. albopictus* could easily develop in a larger range of temperatures than *Ae. aegypti*, which might be an advantage in Reunion Island where many microclimates exist. *Aedes albopictus*, found above an altitude of 1200m in the summer (Delatte et al. 2008) and also present on the rainy coast, seems more tolerant to the variable climatic conditions of the island. In comparison, *Ae. aegypti* occurs in areas where average annual temperature are about 25°C, but there are also other areas in the island with average temperature of 25°C where this resident species is absent. So, temperature requirements considered alone seem insufficient to explain its presence/absence. The occurrence or persistence of *Ae. aegypti* seems linked with the existence of drought conditions as it principally occurs on the driest coast of the island (Fig. 1). Dry conditions might give an advantage to *Ae. aegypti* vs *Ae. albopictus* due to its bigger eggs, and indeed a positive correlation between egg size and survival time of eggs had been demonstrated (Sota and Mogi 1992). Dry conditions are not an ecological requirement for the development of *Ae. aegypti* but seem to favour this species when it is competing with *Ae. albopictus*. In drier environments *Ae. albopictus* eggs were reported to suffer greater mortality than *Ae. aegypti* eggs (Sota and Mogi 1992, Juliano et al. 2002, Costanzo et al. 2005). The latter is also better adapted to the life under dry condition as its immature stages develop more rapidly (on average a difference of 1 or 2 days) in comparison with those of *Ae. albopictus*. In dry areas, larval habitats are temporary and water can evaporate rapidly during the hot season; the fast-developers will avoid the drawbacks of this situation with a higher probability. Therefore, populations of *Ae. aegypti* might markedly increase after a long period of dryness when breeding sites are filled with water; and the fluctuation in environment humidity (i.e. frequency of rainfall) in western gullies of the island may contribute to the persistence of this species there. On the rainy coast of Reunion Island the rainfall period is continuous throughout the year and dry periods are very rare (Fig. 1). Under such conditions, there is no interruption in the *Ae. albopictus* cycle, leading to high population abundance all year round; there is not any period when *Ae. aegypti* could be advantaged. In Reunion island, *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti* coexist today but note that the coexistence between these species could be an unstable situation (Chesson 2000), with *Ae. aegypti* being on the

way to extinction. A number of hypotheses could explain the persistence of *Ae. aegypti* after the invasion of *Ae. albopictus* at some sites. In Florida, for this couple of species, coexistence seems to be due to temporal and spatial variation (Leisnham and Juliano 2009). In our case, the fluctuations between dry vs wet periods may strongly contribute to the persistence of *Ae. aegypti*. But as suggested by many hypotheses reviewed by Leisnham and Juliano (2009), coexistence also rely on differential responses of the species to competitive interactions in different abiotic environments that would be worth studying more precisely.

In Reunion Island, the pattern of life history strategy of the resident species and the invasive species is not consistent with one species being relatively r-selected and the other relatively K-selected. *Aedes albopictus* has at the same time a higher survival rate, a higher adult longevity (at 20°C and 30°C) and a longer duration of the reproductive period (K traits) as well as an advantage in terms of fecundity and smaller eggs (r traits). However, the only possible evidence of trade off in the comparison between *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus*, is between high investment per offspring (as measured by egg size) and fecundity. *Aedes aegypti* produces fewer but bigger eggs, and larger egg size comes with a better egg hatching success and more reserves for the larvae. This better egg hatching success is one of the few advantages of *Ae. aegypti* when compared with *Ae. albopictus*.

In conclusion both species have a mix of traits considered typical of both strategies. The invasion and dominance of *Ae. albopictus* and the restriction of the once widespread *Ae. aegypti* to small isolates can be related to two main differences in their life-history profiles. First *Ae. albopictus* has higher larval and adult survival, and better feeding efficiency and fecundity; this suite of advantages is not balanced by the larger egg size and hatching success shown by *Ae. aegypti* in laboratory standard conditions. Second, temperature ranges tolerated by *Ae. albopictus* are broader, which probably confers a greater advantage in an island like Reunion Island where important altitudinal thermic gradients occur at the scale of a few kilometres. The increasing corpus of studies on the biology of *Ae. albopictus* revealed its high ecological plasticity facilitating its adaptation to different environments which might account for its expansion (Paupy et al 2009). This plasticity is characterized at a large scale by its capacity to live under various climates from temperate to tropical (Kobayashi et al. 2002, Chang et al. 2007) and by its polyphagy (Paupy et al 2009). At a smaller scale, it is characterised by its capacity to colonize many types of larval habitats from natural to artificial (Hawley 1988, Delatte et al. 2008, Bagny et al. 2009a).

As both species had undertaken more or less recent expansive phases in different parts of the world, it is not easy to find a clear link between some traits that characterize the species (and not the population) and its worldwide expansion. The most conserved difference in traits between *Ae.*

albopictus and *Ae. aegypti* whatever the strain and the pattern of distribution studied is the quicker developmental time of *Ae. aegypti* attesting its best adaptation to temporary waters. Nevertheless, life strategy traits for both species differ among areas reflecting a large diversity of possible interactions between them. On the American continent, the arrival of *Ae. albopictus* has caused a decline in *Ae. aegypti* resident population (Lounibos et al 2001, Britch 2008). Conversely, in South Asia, in the native range of *Ae. albopictus*, the introduction of *Ae. aegypti* caused a decline in *Ae. albopictus* population (reviewed by Hawley 1988). It seems that the outcome of competition between these species is context dependent and there may be different strains of *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* in the world, differing by their biological traits. Phylogenetic relationships between worldwide populations of *Ae. albopictus* were recently studied with mitochondrial DNA markers and almost no differences between these populations (also between native and invasive strains) were revealed (Mousson et al 2005). These low differences might be due to the recent and rapid expansion of this species which started 30 years ago. Conversely, *Ae. aegypti* is a complex of species exhibiting morphological, behavioural and genetical variations (Tabachnick 1979). Therefore, differences observed in interactions between this couple of species in the world may be more caused by the large diversity in *Ae. aegypti* strains. Genetical characteristics of the Reunion island strain have yet to be investigated. The outcome of the interaction between both species seems to be conditioned both by adaptation to local environment and by genetical differences between strains. Moreover to better understand the expansion of *Ae. albopictus* and the decline of *Ae. aegypti* observed in the field additional factors like in situ evolution of thermal tolerances and competitive interactions between both species should be studied in details.

Acknowledgements

The authors wish to thank the teams of the regional vector control of Reunion Island for their help with fieldwork. This work was funded by CIRAD, the 'Conseil Régional de La Réunion', the EU and the ANR programme "Entomochik".

References cited

- Bagny, L., H. Delatte, N. Elissa, S. Quilici, and D. Fontenille. 2009a. *Aedes* (Diptera: Culicidae) Vectors of Arboviruses in Mayotte (Indian Ocean): Distribution Area and Larval Habitats. *Journal of Medical Entomology* **46**:198-207.
- Bagny, L., H. Delatte, S. Quilici, and D. Fontenille. 2009c. Progressive decrease in *Aedes aegypti* distribution in Reunion Island since the 1900's. *Journal of Medical Entomology*. **46** : 1541-1545.
- Benedict, M. Q., R. S. Levine, W. A. Hawley, and L. P. Lounibos. 2007. Spread of the tiger: Global risk of Invasion by the mosquito *Aedes albopictus*. *Vector-borne and zoonotic diseases* **7**:76-85.
- Braks, M. A. H., N. A. Honorio, R. Lourenco-De-Oliveira, S. A. Juliano, and L. P. Lounibos. 2003. Convergent habitat segregation of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera : Culicidae) in southeastern Brazil and Florida. *Journal of Medical Entomology* **40**:785-794.
- Britch, S. C., K. J. Linthicum, A. Anyamba, C. J. Tucker, E. W. Pak, and T. M. S. Team. 2008. Long-term surveillance data and patterns of invasion by *Aedes albopictus* in Florida. *Journal of the American Mosquito Control Association* **24**:115-120.
- Byers, J. E. 2002. Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos* **97**:449-458.
- Carey, J. R. 1982. Demography and population dynamics of the Mediterranean fruit fly. *Ecological Modelling* **16**:125-150.
- Chang, L.-H., E.-L. Hsu, H.-J. Teng, and C.-M. Ho. 2007. Differential survival of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera:Culicidae) larvae exposed to low temperatures in Taiwan. *Journal of Medical Entomology* **44**:205-210.
- Chesson, P. 2000. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology* **58**:211-237.
- Christophers, S. R. 1960. *Aedes aegypti* (L.) the yellow fever mosquito: its life history, bionomics and structure. Cambridge University Press:750 pp.
- Clements, A. N. 1992. *The Biology of Mosquitoes*. Volume 1. Development, Nutrition and Reproduction. Chapman and Hall edition, London.
- Costanzo, K. S., B. Kesavaraju, and S. A. Juliano. 2005. Condition-specific competition in container mosquitoes: The role of noncompeting life-history stages. *Ecology* **86**:3289-3295.
- Crawley, M. J. 1986. The population biology of invaders. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London-B*:711-731.
- Delatte, H., J.-S. Dehecq, J. Thiria, C. Domerg, C. Paupy, and D. Fontenille. 2008. Geographic distribution and developmental sites of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) during a Chikungunya epidemic event *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* **8**:25-34.

- Delatte, H., P. F. Duyck, A. Triboire, P. David, N. Becker, O. Bonato, and B. Reynaud. 2009a. Differential invasion success among biotypes: case of *Bemisia tabaci*. *Biological Invasions* **11**:1059-1070.
- Delatte, H., G. Gimmonneau, A. Triboire, and D. Fontenille. 2009b. Influence of Temperature on Immature Development, Survival, Longevity, Fecundity, and Gonotrophic Cycles of *Aedes albopictus*, Vector of Chikungunya and Dengue in the Indian Ocean. *Journal of Medical Entomology* **46**:33-41.
- Duyck, P.-F., P. David, and S. Quilici. 2007. Can more K-selected species be better invaders? A case study of fruit flies in La Reunion. *Diversity and Distribution* **13**:535-543.
- Dye, C. 1984. Models for the population dynamics of the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*. *Journal of Animal Ecology* **53**:247-268.
- Ebert, T. 1999. Plant and animal populations - methods in demography. Harcourt Brace & Company, San Diego.
- Edwards, F. W. 1920. Notes on the mosquitoes of Madagascar, Mauritius and Reunion. *Bulletin of Entomological Research* **11**:132-138.
- Efron, B., and R. J. Tibshirani. 1993. An introduction to the bootstrap. Chapman and Hall, London.
- Failloux, A. B., M. Vazeille, and F. Rodhain. 2002. Geographic genetic variation in populations of the dengue virus vector *Aedes aegypti*. *J. Mol. Evol.* **55**:653-663.
- Gratz, N. G. 2004. Critical review of the vector status of *Aedes albopictus*. *Medical and Veterinary Entomology* **18**:215-227.
- Hamon, J. 1953. Etudes biologique et systématique des Culicidae de l'Ile de Réunion. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar* **4**:521-541.
- Hawley, A. H. 1988. The biology of *Aedes albopictus*. *Journal of the American Mosquito control Association* **4**:40 pp.
- Juliano, S. A., L. P. Lounibos, and G. F. O'Meara. 2004. A field test for competitive effects of *Aedes albopictus* on *Ae. aegypti* in South Florida: differences between sites of coexistence and exclusion? *Oecologia* **139**:583-593.
- Juliano, S. A., G. F. O'Meara, J. R. Morrill, and M. M. Cutwa. 2002. Dessication and thermal tolerance of eggs and the coexistence of competing mosquitoes. *Oecologia* **130**:458-469.
- Juliano, S. A. 2009. Species interactions among larval mosquitoes: context dependence across habitat gradients *Annual Reviews of Entomology* **54**:37-56.
- Kneitel, J. M., and J. M. Chase. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* **7**:69-80.
- Kobayashi, M., N. Nihei, and T. Kiruhara. 2002. Analysis of the northern distribution of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Japan by geographic information system. *Journal of Medical Entomology* **39**:4-11.
- Lansdowne, C., and C. S. Hacker. 1975. The effect of fluctuating temperature and humidity on the adult life Table. characteristics of five strains of *Aedes aegypti*. *Journal of Medical Entomology* **11**:723-733.
- Leishnam, P. T., and S. A. Juliano. 2009. Spatial and temporal patterns of coexistence between competing *Aedes* mosquitoes in urban Florida. *Oecologia*. *In press*.

- Levine, J. M. 2008. Biological invasions. *Current Biology* **18**:57-60.
- Lounibos, L. P., G. F. O'Meara, R. L. Escher, N. Nishimura, M. Cutwa, T. Nelson, R. E. Campos, and S. A. Juliano. 2001. Testing predictions of displacement of native *Aedes* by the invasive Asian Tiger Mosquito *Aedes albopictus* in Florida, USA. *Biological Invasions* **3**:151-166.
- McClelland, G. A. H. 1968. Variation in scale pattern of the abdominal tergum of *Aedes aegypti* (L.) Worldwide Survey of Populations with Particular Reference to East Africa. World (WHO/VBC/71.271). 14 pp.
- Mousson, L., C. Dauga, T. Garrigues, F. Schaffner, M. Vazeille, and A. B. Failloux. 2005. Phylogeography of *Aedes* (Stegomyia) *aegypti* (L.) and *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* (Skuse) (Diptera : Culicidae) based on mitochondrial DNA variations. *Genetical Research* **86**:1-11.
- Naksathit, A. T., and T. W. Scott. 1998. Effect of female size on fecundity and survivorship of *Aedes aegypti* fed only human blood versus human blood plus sugar. *Journal of the American Mosquito Control Association* **14**:148-152.
- Paupy, C., Delatte, H., Bagny, L., Corbel, V., Fontenille, D. *Aedes albopictus*: an arbovirus vector: from the darkness to the light. *Microbes and Infections*. *In press*.
- Pianka, E. R. 1970. On r- and k-selection. *American Naturalist* **104**:592-597.
- Rejmanek, M., and D. M. Richardson. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* **77**:1655-1661.
- Reznick, D., M. J. Bryant, and F. Bashey. 2002. *r*- and *K*-selection revisited: The role of population regulation in life-history evolution. *Ecology* **83**:1509-1520.
- Rueda, L. M., K. J. Patel, R. C. Axtell, and R. E. Stinner. 1990. Temperature-dependent development and survival rates of *Culex quinquefasciatus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *Journal of Medical Entomology* **27**:892-898.
- Scott, T. W., P. H. Amerasinghe, A. C. Morrison, L. H. Lorenz, G. G. Clark, D. Strickman, P. Kittayapong, and J. D. Edman. 2000. Longitudinal studies of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in Thailand and Puerto Rico: blood feeding frequency. *Journal of Medical Entomology* **37**:89-101.
- Shea, K., and P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* **17**:170-176.
- Simard, F., E. Nchoutpouen, J. C. Toto, and D. Fontenille. 2005. Geographic distribution and breeding site preference of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* (Diptera : Culicidae) in Cameroon, Central Africa. *Journal of Medical Entomology* **42**:726-731.
- Soekiman, S., Machfudz, Subagyo, Soewignjo, Adipoetro, H. Yamanishi, and T. Matsumura. 1984. Comparative studies on the biology of *Aedes aegypti* (Linnaeus, 1762) and *Aedes albopictus* (Skuse, 1895) in a room condition. *Annual Reports of the International Center for Medical Research* **4**:143-152.

- Southwood, T. R., G. Murdie, M. Yasuno, R. J. Tonn, and P. M. Reader. 1972. Studies on the life budget of *Aedes aegypti* in Wat Samphaya, Bangkok, Thailand. *Bulletin of World Health Organisation* **46**:211-226.
- Strickman, D. 2006. Longevity of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) compared in cages and field under ambient conditions in rural Thailand. *Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health* **37**:456-462.
- Tabachnik, W. J., and J. R. Powell. 1979. A world-wide survey of genetic variation in the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*. *Genetical Research* **34**:215-229.
- Tejerina, E. F., F. F. L. Almeida, and W. R. Almiron. 2009. Bionomics of *Aedes aegypti* subpopulations (Diptera: Culicidae) from Misiones Province, northeastern Argentina. *Acta Tropica* **109**:45-49.
- Thuiller, W., D. M. Richardson, M. Rouget, S. Proches, and J. R. U. Wilson. 2006. Interactions between environment, species traits, and human uses describe patterns of plant invasions. *Ecology* **87**:1755-1769.
- Tun-Lin, W., T. R. Burkot, and B. H. Kay. 2000. Effects of temperature and larval diet on development rates and survival of the dengue vector *Aedes aegypti* in north Queensland, Australia. *Medical and Veterinary Entomology* **14**:31-37.
- Vazeille, M., L. Rosen, L. Mousson, and A. B. Failloux. 2003. Low oral receptivity for dengue type 2 viruses of *Aedes albopictus* from southeast Asia compared with that of *Aedes aegypti*. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **68**:203-208.
- Sota, T., and M. Mogi. 1992. Interspecific variation in desiccation survival time of *Aedes* (*Stegomyia*) mosquito eggs is correlated with habitat and egg size. *Oecologia* **90**:353-358.

II.2. Compétition larvaire entre *Ae. albopictus* et *Ae. aegypti* à la Réunion

Ce sous chapitre correspond à l'article :

Bagny, L, Delatte, H., Fontenille, D., Quilici, S. Interspecific larval competition: One further point to explain the expansion of *Aedes albopictus*. En preparation.

Interspecific larval competition: One further point to explain the expansion of *Aedes albopictus*

Leïla Bagny^{1,2}, Hélène Delatte¹, Didier Fontenille³, Serge Quilici¹

¹ Cirad, UMR 53 “Peuplements Végétaux et Bio-agresseurs en Milieu Tropical” CIRAD/Université de la Réunion, Pôle de Protection des Plantes (3P), Saint-Pierre, La Réunion, France.

² IRD, UR016, 97410 Saint-Pierre, La Réunion, France.

³ IRD, UR 016, “Caractérisation et contrôle des populations de vecteurs,” BP 64501, 34394 Montpellier Cedex 5, France.

Abstract

Invasive species are frequently known to be r-selected i.e. good colonizers of unsaturated sites. However most of the time, invaders have to colonize areas already occupied, which requires higher competitive abilities in comparison to resident species (or previously introduced species). In a recent study we showed that life history traits, though giving some clues, were not sufficient to understand the pattern observed in the distribution of *Aedes* species in Reunion island, a French island situated in the Southwestern Indian Ocean. Indeed on this island, *Ae. albopictus* occurs in all areas whereas *Ae. aegypti* only persists in restricted areas.

Therefore, we investigated the competitive interactions between *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti* under different conditions. We studied at the same time, the effects of biotic (i.e. larval densities of conspecifics and heterospecifics, food availability) and abiotic factors (i.e. ambient temperature) on the individual survival, the duration of immature stages and the rate of increase of the populations studied.

In all conditions tested, we observed asymmetric interactions between species in larval competition, favouring the invading species *Ae. albopictus*. The resident species, now nearly extinct on the island, is inferior to the invasive one with respect to competition and colonization traits, contrary to the trade-off assumption. The life history strategy of *Ae. albopictus* including high performance in larval competition and its ecological plasticity help understanding its large expansion range in different parts of the world over the last 30 years.

Introduction

In the process of biological invasions, the establishment of invaders in new areas involves interaction with resident species that occupy similar ecological niches. Clearly, competition often takes place between invaders and the recipient communities (Shea and Chesson 2002, Lockwood et al. 2006) leading in some cases to displacement of local population (Reitz and Trumble 2002). Competitive displacement is based upon ecological principles that different species cannot simultaneously occupy the same niche (De Bach 1966). So interspecific competition can be a major determinant of species distribution and ultimately of community structure (Connell 1983, Schoener 1983) and is widespread among insects (Denno et al. 1995, Reitz and Trumble 2002). Interspecific competition is defined as a reduction of fecundity, growth and survivorship as a result of resource exploitation or interference between species (Begon et al. 2006). With exploitation, individuals interact with each other indirectly responding to a resource level that has been depressed by the activity of competitors. In this kind of competition each individual is affected by the amount of resource that remains after that resource has been exploited by others (Begon et al. 2006). This kind of competition has been well demonstrated for 2 species of freshwater diatoms. In fact both species require silicate in the construction of their cell walls. When either species was cultured alone, they established a stable population and maintained silicate at a constant low level but one of the species maintain the level of silicate lower than the other one. So when both species interact, the more competitive species maintained the concentration of silicate at a level that was too low for the survival and reproduction of the other species, which was therefore excluded from the mixed culture (Tilman et al. 1981). Exploitation by competition between species mainly occurs if the resource is in limited supply. In most other cases competition is due to interference. Individuals interact directly with each other. For example, the presence of barnacles on a rock prevents any other barnacles from occupying the same position (Connell 1961). In interference competition one species behaviorally denies access to food or sites to another. With exploitation, the intensity of competition is closely linked to the level of resource available and the level required, whereas with interference, intensity may be high even when the level of resource is not limiting (Begon et al. 2006). A good model system for investigating interspecific competition is the interaction between larvae of container-breeding mosquitoes as they have to share resources available in the container, so niche overlap which is the primary determinant of interspecific competition is evident.

Since 30 years, *Aedes (stegomyia) albopictus* (Skuse) (Diptera: Culicidae) also called the Asian tiger mosquito has invaded various parts of the world and is present today in at least 30 countries (Benedict et al 2007). The widespread invasion of *Ae. albopictus* is considered as the third wave of dispersion of a mosquito with public health interest thanks to human activities, following the spread of *Ae. aegypti* and *Cx. pipiens* (Lounibos 2002). The relationship between the spread of *Ae. albopictus* and human activities has been well illustrated by the intercontinental shipment of tires (Hawley 1988). Females of this mosquito often lay eggs in tires and these fertilized eggs are able to survive for long time period in this environment due to high resistance to desiccation condition. So eggs could be transported all over the world. The expansion of *Ae. albopictus* has begun with emergence of tires trade from south-eastern Asia its native area, during the 70's. This mosquito is a vector of at least 22 arboviruses (Gratz 2004) which underlines its importance in terms of public health. *Ae. albopictus* currently represents a good model from an ecological point of view to better understand biological invasions and also from an epidemiological point of view. The invasive ability of this mosquito is supposed to be mainly due to its ecological plasticity that allows colonization of large range of habitats and to its physiological plasticity that allows its establishment in tropical and temperate areas (Hawley 1988, Paupy et al. 2009). *Aedes albopictus* have the ability to breed continuously and survive at a mean temperature above 10°C such as in subtropical climate in Japan and in Reunion Island (Kobayashi et al. 2002, Delatte et al. 2009) and 5°C for populations in temperate climates in USA (Mitchell 1995). In temperate climates (e.g., Europe and the USA), the eggs are able to enter dormancy when the temperature decreases below these thresholds (Nawrocki and Hawley 1984, Mitchell 1995). The ability of *Ae. albopictus* to resist cold temperatures is likely linked to its ability to synthesize a high amount of lipids and to produce larger amounts of yolk lipid in cold temperatures. The larval lipogenesis of *Ae. albopictus* was found to be far more efficient than that of other *Aedes* like *Ae. aegypti* (Briegleb and Timmermann 2001), which partially explains the ability of *Ae. albopictus* to spread further north.

However the success of this invader might not lay only on its ecological plasticity; it could also depend on its ability to compete with resident species. In some invaded areas like North America where *Ae. albopictus* has expanded since the eighties, this species shows better competitive abilities in comparison with resident species. Laboratory experiments have demonstrated that *Ochlerotatus triseriatus* (Say), a native species in North America could be out-competed by *Ae. albopictus* (Lounibos et al. 2001) under conditions of food restriction and high population density. In fact under these conditions, the invader show better rate of increase of its population. In California, the population performance (i.e., survivorship, pupation time, and adult size) of *Ae. albopictus* at all resource

levels was as good or better than that of *Ae. sierrensis* (Ludlow) one when larvae of both species developed together under laboratory condition (Washburn and Hartmann 1992). But in the cases cited above, this higher ability to competition has not led to displacement of resident population on the field.

The expansion of *Ae. albopictus* in North America and largely on the American continent coincides with the decline of *Aedes aegypti* another resident species (Hobbs et al. 1991, O'Meara et al. 1995). *Ae. (stegomyia) aegypti* (L.) native to Africa, is considered widespread in tropical and inter-tropical countries between latitudes of 45°N and 35°S (Christophers 1960). It has spread all over the world and to the Americas many centuries ago, accompanying the slave trade (Tabachnik and Powell 1979), then in Asia more recently following trade and colonization routes. A spatial segregation in the pattern of distribution of *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* is generally admitted and is linked to urbanization levels of areas considered. In fact *Ae. aegypti* is favored in highly urbanized areas whereas *Ae. albopictus* predominates in more vegetated areas. However *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti*, found in a wide range of containers types, often co occurred in the same larval habitat in many areas where they are both present such as in Mayotte (Bagny et al. 2009), in Cameroon (Simard et al. 2005), in North America (O'Meara et al. 1995), in Brazil (Braks et al. 2003) or in Singapore (Chan et al. 1971). So, to explain reduction in *Ae. aegypti* population after the introduction of *Ae. albopictus* on the American continent, many authors suggested existence of competitive interaction because of their really closed larval ecological niches. Laboratory and field studies confirmed larval competitive interactions between both species could have led to this situation, as *Ae. albopictus* was found the superior competitor under most conditions of larval competitions (Barrera 1996, Juliano 1998, Juliano et al. 2004). In fact under laboratory conditions *Ae. albopictus* always maintain positive growth rate and better fecundity in comparison to *Ae. aegypti* when they are in condition of competition for food by limited diet or in interference competition by increasing number of individuals (Barrera 1996, Lounibos et al. 2002). Indeed it has been proved under natural condition in the field in Florida that competition between *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* exists and is in favor of *Ae. albopictus* (Juliano et al. 2004). The authors showed that the effect of interspecific competition from *Ae. albopictus* was evident in both early and late rainy season (that was 2 conditions tested by the authors leading to natural variations in number of individuals in the larval habitats), though it was more obvious in late rainy season. Interspecific competition affected more performance variables of *Ae. aegypti* (survivorship, mean instar) in the late rainy season experiment, when numbers of *Aedes* per vase were typically higher (Juliano et al.

2004). In Brazil, twenty years after its introduction, the invasion of *Ae. albopictus* has also caused a decline in local population of *Ae. aegypti* and field experiments confirmed the superiority of *Ae. albopictus* in larval competition. *Ae. albopictus* showed higher survivorship and maintained positive population growth at higher combined densities and lower per capita resource availability than did *Ae. aegypti*. These results indicate that in Brazil, just as in North America, *Ae. albopictus* is a superior larval competitor to *Ae. aegypti* when exploiting leaf litter resources (Braks et al. 2004) and this higher competitive ability might explain the rapid expansion of *Ae. albopictus*. However some experiments of competitive interactions between both species found no evidence for competitive advantage for *Ae. albopictus* (Black et al. 1989, Lounibos et al. 2002). But, for this pair of competitors, competitive asymmetry is context dependent and significantly associated with the nature of the resource used (Juliano 2009) and the pop of *ae aegypti* non?. The presence of rapidly decaying detritus types (e.g., animal detritus) tends to yield competitive equality or advantage for *Ae. aegypti* whereas plant detritus (deciduous or coniferous leaves) tends to yield competitive advantage for *Ae. albopictus* (Barrera 1996, Daugherty et al. 2000, Juliano 2009). In the native area of *Ae. albopictus* in southeast Asia, *Ae. aegypti* is presented as the best competitor when it is in interaction with *Ae. albopictus* in laboratory experiments (Rudnick 1965, Moore and Bradford 1969). But these studies always used artificial food (as yeast) known to favour *Ae. aegypti* in comparison with *Ae. albopictus*. However competitive interaction at larval stages might not explain the expansion of *Ae. aegypti* in these areas (Gilotra 1967, Chan 1971). A study on field data in Calcutta suggests that *Ae. aegypti* is superior in domestic premises, while *Ae. albopictus* has the advantage in outdoor or sylvatic surroundings (Gilotra et al. 1967). The advantage might be due to differential life history traits (higher longevity and fecundity and shorter life cycle for *Ae. aegypti*), dependence on source of blood or also rapid and extensive urbanization (Gilotra 1967, Chan 1971). So there is evidence for existence of competitive interaction between *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* in many areas. However its implication in explaining resident population displacement is not always admitted. Otherwise, studying competitive interaction is also really important from an epidemiological point of view. In fact larval competition between *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* is known to affect the subsequent adult stage in term of longevity and survivorship (Reiskind and Lounibos 2009a) and also to affect vector – parasite interactions in adult mosquitoes (Alto et al. 2005). In Reunion Island, this same pair of species is present. The pattern of distribution and abundance for both species is really contrasted. *Aedes aegypti* population has drastically declined, shortly after the invasion of *Ae. albopictus*. And today about a century later, a residual population of *Ae. aegypti* still persists (Bagny et al. 2009c). This population is restricted to few rock pools in gullies of the western drier coast of the island. On the other hand, *Ae. albopictus* is present

everywhere and colonizes many types of containers from artificial to natural (Delatte et al. 2008). *Aedes aegypti* is always found in presence of *Ae. albopictus* in the same larval habitat. A comparative study on life history traits realized in Reunion Island on both species revealed several differences and particularly a better performance of *Ae. albopictus* in terms of fecundity and survivorship for temperatures between 15°C and 35°C (cf Partie II.1). In fact, *Ae. albopictus* optimizes both r and K traits while *Ae. aegypti*, (the fecundity of which is lower) seems to invest more in its progeny and is performing well only at 25°C. So once more, in Reunion Island as in other parts of the world, the expansion of *Ae. albopictus* seems to be linked with its higher ecological plasticity (Paupy et al 2009). However the differences found between both species on the island do not seem sufficient to explain the differential distribution observed and the decline in *Ae. aegypti* population. We can wonder if in Reunion the decline of *Ae. aegypti* is linked with a superior competitive ability of *Ae. albopictus* under conditions of interaction.

This study aims at understanding if there is an asymmetric interspecific competition between these species that would favor *Ae. albopictus* under different abiotic conditions. For this purpose a specific experiment was conducted to identify effect of temperature on the issue of interspecific competition. To attest existence of exploitation competition, growth of population and individuals characteristics were analyzed under different resources conditions (limited and unlimited diet). To test the occurrence of interference competition, the effects of density and presence of heterospecifics larvae were investigated on population and individual parameters.

Materials and methods

Study area and collection sites. Reunion Island (21°06'S; 55°36'E) is a French island (2500 km²) in the Indian Ocean, situated 1000 km east of Madagascar and 300 km west of Mauritius. The island is under a subtropical climate with two distinct seasons: a cool and dry winter from May to October and a warmer, rainy summer from November to April. It has a peculiar topography with mountains in the centre of the island up to 3,000 m high, generating varied microclimates from a rainy east coast to a drier west coast.

Biological material and rearing conditions for laboratory studies. The experiments were conducted in the laboratory at Cirad 3P in Saint-Pierre, Reunion Island. *Aedes* used in these experiments were reared in the lab and the colony was from the second or third generations. The first generation

corresponded to individuals collected as immature stages in the field. Individuals of *Ae. albopictus* were collected at the egg stage from artificial oviposition sites (ovi-traps) in Saint-Pierre. Individuals of *Ae. aegypti* were collected as larvae and pupae from rock pools in gullies on the western coast of the island, the only areas where the species occurs on the island. Laboratory rearing was conducted in big cages (60cm x 60cm x 40cm) at constant temperature ($25\pm 1^{\circ}\text{C}$) and a natural photoperiod provided by a transparent plastic roof at the top of the room. Mice blood meals were offered to mosquitoes twice a week for colony maintenance. Mice were anesthetized with a pentobarbital (Dolethal) injection before introducing them in the rearing cage for 1 hour. This study was conducted in accordance with the National Institute of Health Guide for the Care and Use of laboratory animals and was approved by the Direction des Services Vétérinaires of Reunion Island.

Environmental chambers (Sanyo MLR-350; Sanyo, Osaka, Japan) were used for the experiments to provide constant temperatures. They were programmed with a photoperiod 12:12 h (L: D) under constant temperatures ($20\pm 1^{\circ}\text{C}$, $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ and $30\pm 1^{\circ}\text{C}$). In these experiments, the relative air humidity was checked using a thermo-hygrometer (HOBO H08-004-02; Onset, Pocasset, MA) and was on average $75\pm 10\%$ RH.

Experimental cages. The experiments were done in mosquito breeders (Bioquip, CA, USA). The mosquito breeder is composed of two clear plastic cylindrical containers (each with: surface=50cm² and height=10cm). Both parts of the container are linked with a vinyl funnel that allows for the passage of adult mosquitoes, which emerge in the bottom part. The bottom part is used for larval development and the upper part for emerged adults. The upper part of the container has a 20 X 20 mesh aluminum screen to provide air flow.

Treatments. The experiments were conducted at 20°C , 25°C and 30°C depending on the effects tested. Each breeder contained 200mL of water for larval development constituted by a combination of water and bamboo infusions. The bamboo infusion was added to simulate natural composition of larval habitats. It was composed of 3 g of dried cut bamboo leaves (3cm x 3cm) infused in 1 L of water for 15 days at 25°C . To obtain individuals for the experiment, eggs of *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* were placed in water to hatch and after 24h of immersion, first instars no older than 2 hours were counted into groups of densities required for both species and put in each container.

In the experiments at 25°C , each mosquito breeder contained a different treatment that consisted of different densities (referenced as Density in the MS) of the two mosquitoes with conspecifics or heterospecifics (referenced as treatment in the MS) replicated with two different resources (referenced as diet in the MS) and for all combinations there were 4 repeated measures resulting in a total of 72 containers.

Density varied from 20 to 40 and 60 larvae per 200mL. For each density and diet treatment, the species were in presence of conspecifics (20 aeg, 40 aeg, 60 aeg or 20 albo, 40 albo, 60 albo) or in presence of heterospecifics with proportion between both species equal to 0.5 (10 aeg 10 albo, 20 aeg 20 albo, 30 aeg 30 albo). For each treatment and density, the effect of the two diets was tested. Some foods were supplied on the first day of the experiment for optimal diet treatment and every two days an equivalent amount of food was added to the initial amount. At the beginning of the experiment the amount of food provided depended of the density tested. For density of 20, 0.02 g of food (fish food containing micro crustaceans) was added, for density 40 the quantity was twice more (i.e. 0.04 g) and for density 60 it was 0.06g. This addition of food containing animal proteins might simulate what occurs on the field as rock pools often contain leaf litter and small insects carcasses. Moreover, the addition of invertebrates carcasses or flowers to containers primarily based on leaf detritus do not modify the issue of competition between *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti* but might modify the intensity of the interaction (Daugherty et al. 2000). For the limited diet no food was provided until the 15th day after the experiments and then the same proportion of food as described above was added once a week until there is no survivorship anymore. Some food was added after 15 days as in preliminary experiments, there were almost 100% of death rate at larval stages when there were not any food so to obtain some data on adult emergence under limited diet, we had to provide some food.

Each day the number of pupae were counted to evaluate the median time (P50) required for larval stages of *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* to enter pupal stage. Emerged adults were sexed and identified every day to provide daily survivorship for each species under the different treatments. The survivorship was calculated for each container and species by dividing the total number of adults per species by the initial number of larvae per species. All adults females emerged from the experiments were analyzed and their wing length was measured. This parameter is known to be a good estimator of the fecundity as it is correlated with fecundity. The relationship between wing length and fecundity was estimated for both species at 25°C (Fig. 1). To estimate adult wing length, one wing was removed from each female and measured under a binocular with a micrometer. Mean wing length was calculated for each species and each container. The survivorship and the P50 were also evaluated at 20°C and 30°C but only for the medium density treatment (40 larvae) with presence of heterospecifics larvae (20 aeg and 20 albo) under optimal diet with 4 repeated measures.

At 25°C, a composite index of population performance based on r' was calculated (Livdahl and Sugihara 1984, Livdahl 1984) allowing to estimate the per capita rate of increase of the population. The modified index described by Juliano (1998) which uses preferentially λ' equivalent to $\exp(r')$ instead of r' was used here to facilitate the analysis of data when there were no emergence. The

composite index was calculated for each species within each replicate at 25°C, it was not calculated at 20 and 30°C as the relationship between wing lengths was not evaluated at these temperatures.

$$\text{Eq. 1: } \lambda' = \exp \left[\frac{\ln \left[\frac{1}{N_0} \sum_x \bar{w}_x A_x f(\bar{w}_x) \right]}{D + [\sum_x x \bar{w}_x A_x f(\bar{w}_x)] / [\sum_x \bar{w}_x A_x f(\bar{w}_x)]} \right]$$

The equation 1 is the modified composite index of performance λ' , developed by Livdahl and Sugihara (1984) and modified by Juliano (1998). In the expression of r' (in brackets Eq.1), N_0 is the initial number of females in the cohort (assumed to be 50% of initial number of larvae as the sex ratio is considered close to 0.5); A_x is the number of females emerging on day x , w_x is the measure of the mean size of wing length of female emerging on day x , $f(w_x)$ is a function relating daily wing length and production of eggs.

Statistical analyses. For analysis of λ' , first a complete linear model was built to study effects of parameters: treatment (presence of heterospecifics or conspecifics), density (20, 40 and 60), diet (optimal diet, limited diet), species and interactions on the index of intrinsic rate of increase. Then, an ANOVA followed by a Chi-squared test was used to analyze significant effects. Then 2 other linear models were built for each species to better understand the effects of the different factors (treatment, density, diet and interactions). An ANOVA was performed on these models to test effects of these factors. Following the ANOVA, comparison of all treatment means was performed with pairwise student test with a “BH” correction. $\lambda' > 1$ implied cohort growth, and $\lambda' < 1$ implied cohort decline (Juliano 1998). Then data on survivorship, P50 and wing length were also analyzed. A complete generalized linear model (GLM) was built to test the effects of factors: treatment (presence of heterospecifics or conspecifics), density (20, 40 and 60), diet (optimal diet, limited diet), species and interactions on adult survivorship (sexes pooled). A quasibinomial family was used to take into account overdispersion of model parameters. Then, an ANOVA was made on the models to test effects of significant parameters followed by a Chi-squared test. Then 2 GLM were built for each species to test effects of diet, treatment and density and interactions on their survivorship. The model built for *Ae. aegypti* survivorship used a quasibinomial family as data were overdispersed whereas for *Ae. albopictus* a model using binomial family was built as there was no overdispersion. Pairwise student tests were performed to evaluate significant differences between levels of significant factors per species. For wing length and P50 linear regression models were built for each species to study the effects of the different factors and their interactions. Then, an ANOVA was made on each model to test effects of significant parameters followed by a Chi-

squared test. Pairwise student tests were performed to evaluate significant differences between levels of significant factors per species. To test the effect of temperature on survivorship and P50, a linear model was constructed followed by a Chi-squared test. Then, a pairwise student test was done to quantify differences at levels 5%. All statistical analyses were performed using R software (R Development Core Team 2008).

Results

Relationship between wings length and fecundity

The relationship between wing length and fecundity was established for *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* at 25°C (Fig. 1). The estimation of this correlation was made during the whole life of 30 adult females that were fed every day. In this correlation only females that laid eggs were taken into account. The correlation is poorer for *Ae. albopictus* as this parameter might show more variability in this species.

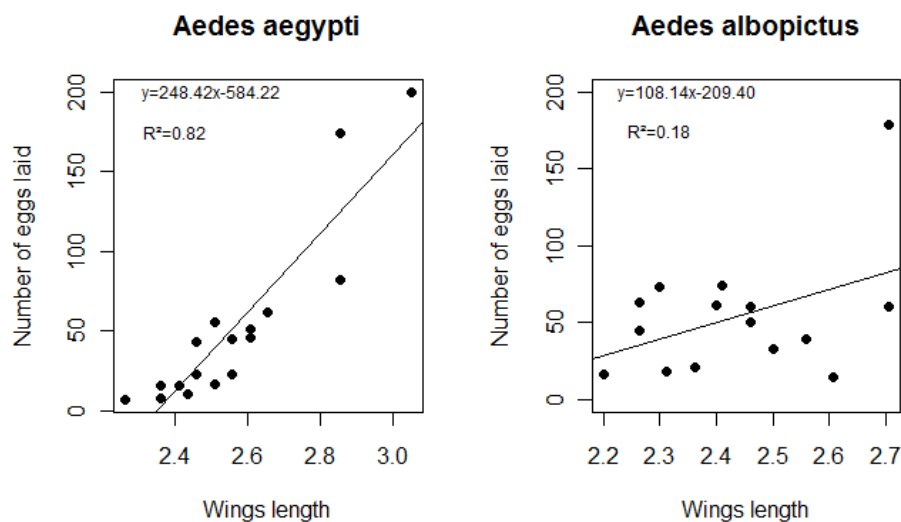


Fig. 1. Relationship between number of eggs and wing length. x= wing length in mm taken from the insertion of the wing until the distal margin.

Effect of competition on mean pupation time

The mean pupation time was a function of triple interaction diet: species: treatment. Under optimal diet both species developed faster than under limited diet (Fig. 2). *Aedes aegypti* had a longer developmental time when in presence of conspecifics vs heterospecifics (5.5 days vs 5 days). The difference was not significant under limited diet as confidence intervals overlapped but it was significant under optimal diet. For *Ae. albopictus*, developmental time did not depend on the presence of conspecifics or heterospecifics.

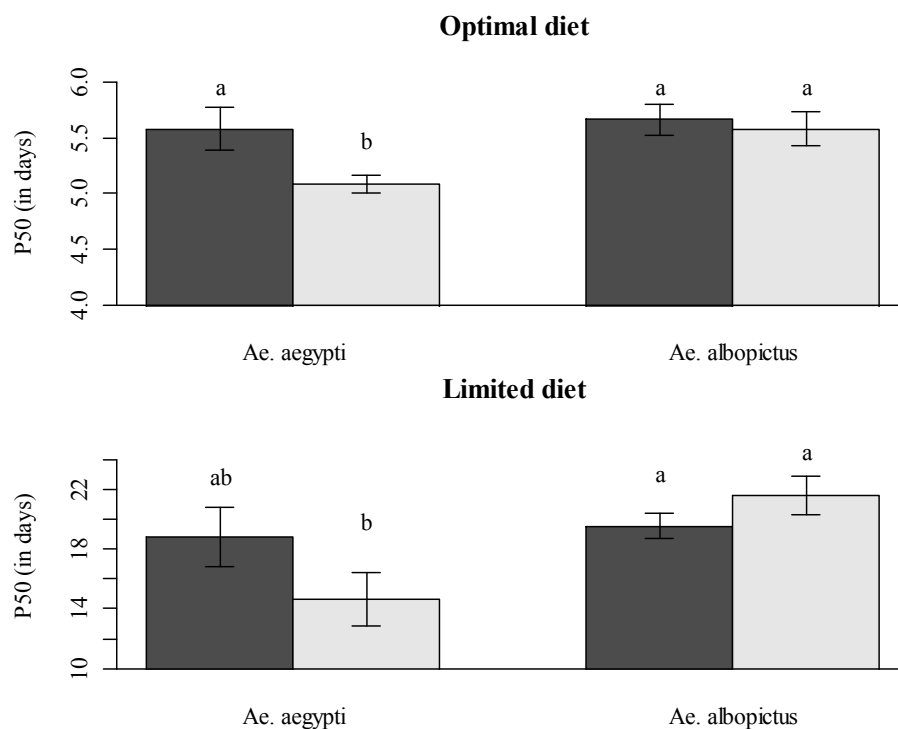


Fig. 2. Mean pupation time under optimal and limited diet for *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti* with presence of conspecifics (black bars) and heterospecifics (grey bars). Means sharing the same letter are not significantly different ($P > 0.05$; Pairwise Student Test with “BH” correction)

Effect of competition on estimated finite rate of increase λ' Table 1. Results of analysis of deviance for λ' under competition conditions

	<i>Ae. aegypti</i>				<i>Ae. albopictus</i>			
	Df	SS	F	P	Df	SS	F	P
Density	2	0.0936	0.3894	0.6806	2	0.05650	1.0368	0.3661
Diet	1	5.3283	44.3463	<0.001	1	0.43762	16.0616	<0.001
Treatment	1	0.2338	1.9461	0.1726	1	0.02110	0.7744	0.3854
Density:Diet	2	0.1199	0.4990	0.6118	2	0.05897	1.0821	0.3509
Density:Treatment	2	0.2815	1.1715	0.3228	2	0.02751	0.5048	0.6083
Diet:Treatment	1	0.1744	1.4515	0.2371	1	0.02009	0.7375	0.3968
Density:Diet:Treatment	2	0.1469	0.6114	0.5488	2	0.01939	0.3559	0.7033
Residuals	32	3.8449			32	0.87189		

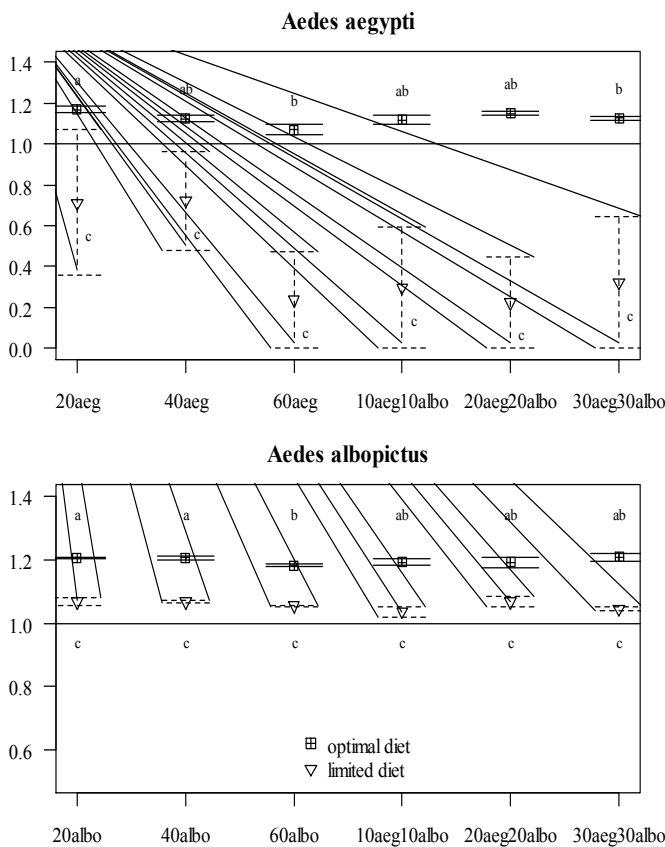


Fig. 3. Mean infinite rate of increase (\pm se) for each diet, treatment and density combination for *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti* 25°C. Means sharing the same letter are not significantly different ($P > 0.05$; Pairwise Student Test with “BH” correction)

The results from the ANOVA for the most complete model showed significant effects of factors: diet and species. The effect of the diet was more important than the effect of species and for both species λ' was consistently and significantly greater under optimal diet than under limited diet (Fig. 2). Indeed, the mean estimated rate of increase of *Ae. albopictus* was always higher than that of *Ae. aegypti* not only under optimal diet but also under limited diet. The only interaction that was significant in the most complete model was between species and diet. So we decided to build a model for each species to better understand the factors that affect their growth rate (Table. 1). For both species only the diet significantly affected (negatively) the λ' (Table. 1). For *Ae. aegypti* under limited diet, mean λ' was always lower than 1 leading to the decline of the population tested whatever the density and the presence of heterospecifics. Under optimal diet, pairwise student comparisons showed a

decline in λ' when larval density increased. The effect was particularly more visible under intraspecific treatment (i.e. when *Ae. aegypti* was in presence of conspecifics larvae), as the modality “20aeg” was significantly higher than “60aeg” (test + p-value). But there were no differences between the modality: “10albo10aeg” and “30albo30aeg”, neither when we compared treatments, i.e. the effect of density did not depend on the type of larvae present (conspecifics or heterospecifics). For *Ae. albopictus* under all conditions tested, the λ' was always >1 , even the confidence intervals never included 1. Under limited diet λ' was still >1 and there was no difference between the modalities tested. Only one significant difference for λ' appeared under optimal diet when density in presence of conspecifics increased from 40 (40albo) to 60 (60albo). Presence of heterospecifics did not modify λ' in comparison with presence of conspecifics.

Effects of competition on survivorship

Table 2. Results of analysis of deviance for survivorship under competition conditions

	<i>Ae. albopictus</i>				<i>Ae. aegypti</i>				
	Df	Resid. Df	Resid. Dev	P(> Chi)	Df	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)
NULL		43	117.011			44	197.540		
Diet	1	42	42.392	<0.0001	1	43	84.729	59.852	<0.0001
Density	2	40	40.819	0.455	2	41	79.648	1.348	0.273
Treatment	1	39	40.013	0.369	1	40	79.011	0.337	0.565
Diet:Density	2	37	36.882	0.209	2	38	77.429	0.419	0.660
Diet:Treatment	1	36	33.541	0.068	1	37	75.314	1.122	0.297
Density:Treatment	2	34	32.332	0.547	2	35	74.218	0.290	0.749
Diet:Density:Treatment	2	32	31.189	0.564	2	33	72.111	0.558	0.577

For both *Aedes* species, survivorship was significantly affected by diet (Table. 2) and tended to be much lower under restricted food (Fig. 3) For *Ae. aegypti*, survivorship under limited diet did not differ significantly between the tested treatments. The survivorship under limited diet varied from 20 to 40%. Under the lowest density (20 individuals with conspecifics or heterospecifics), survivorship under limited diet did not differ from survivorship under optimal diet for treatment with presence of heterospecifics and for the two highest densities tested with conspecifics. Increasing density when *Ae. aegypti* was in presence of conspecifics under optimal diet significantly decreased the survivorship when the density reached 40 larvae. The survivorship for a density of 20 larvae with presence of conspecifics (20aeg) under optimal diet was higher than survivorship for the same density in the presence of heterospecifics (10aeg 10albo). Under optimal diet, all the other treatments

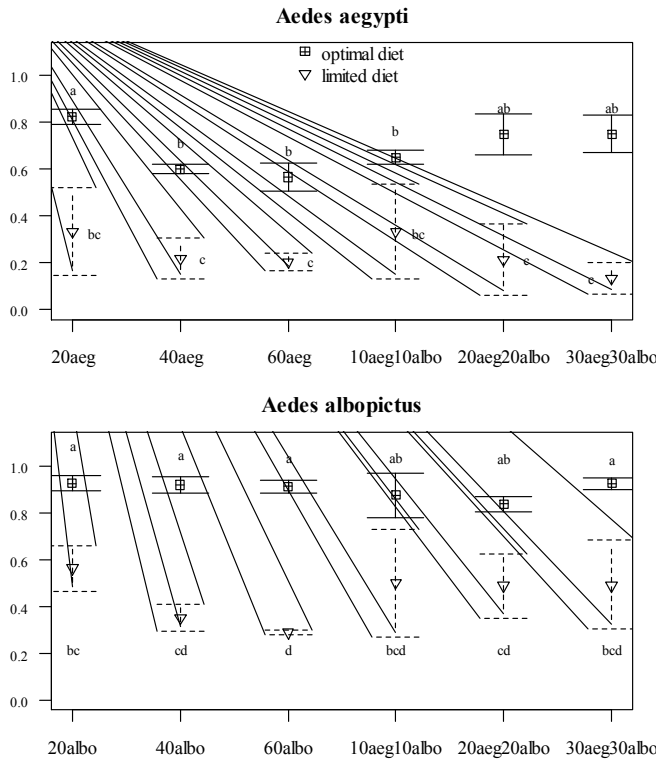


Fig. 4. Mean survivorship (\pm se) for each diet, treatment and density combination for both species. Means sharing the same letter are not significantly different (Pairwise Student Test with “BH” correction).

Effects of competition on wing length

For both species, parameters diet and density as well as the interaction density: diet were significant (Table. 3). For *Ae. aegypti* the interaction density: treatment was also significant. For this species the diet was the most significant parameter. The average wing length under optimal diet was around 2.38mm which corresponds to a fecundity of about 15 eggs per female whereas under limited diet the mean wing length was around 2.1mm and no eggs laying was observed for this wing length. Then the effect of density was important as with increasing density, fecundity decreased from on average 17 eggs (density 20) to no eggs laying (density 60) when diets were pooled. No egg laying was observed under limited diet as the minimum wing length required for egg laying (i.e., 2.3mm) was never reached under this diet. For interaction diet: density for *Ae. aegypti*, the increase of density led to the decrease of wing length and this pattern was particularly observed under optimal diet with presence of conspecifics (Fig. 4).

did not significantly differ from each other. For *Ae. albopictus*, only diet had an effect on survivorship. Mean survivorship under optimal diet was around 80% whatever the treatment tested. Under limited diet, the survival rate was two times lower (between 30-50%). However, for some treatments as “10aeg10albo”, the difference was not significant between diets as the variance was very high under limited diet

Table 3. Results of analysis of deviance for wing lengths under competition conditions for *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti*

	<i>Ae. aegypti</i>				<i>Ae. albopictus</i>			
	Df	SS	F	P	Df	SS	F	P
Diet	1	4.8342	118.0182	<0.0001	1	19.0121	603.8909	<0.0001
Density	2	1.3757	16.7930	<0.0001	2	0.2313	3.6728	0.0567
Treatment	1	0.0022	0.0539	0.8165	1	0.0443	1.4066	0.2362
Diet: Density	2	0.0775	0.9459	0.3894	2	0.0725	1.1513	0.3171
Diet: Treatment	1	0.4607	11.2475	<0.001	1	0.3170	10.0693	<0.01
Density: Treatment	2	0.5340	6.5187	<0.005	2	0.0547	0.8681	0.4204
Diet: Density: Treatment	2	0.1821	2.2231	0.1099	2	0.1436	2.2799	0.1034
NULL	323	13.2306			468	14.7339		

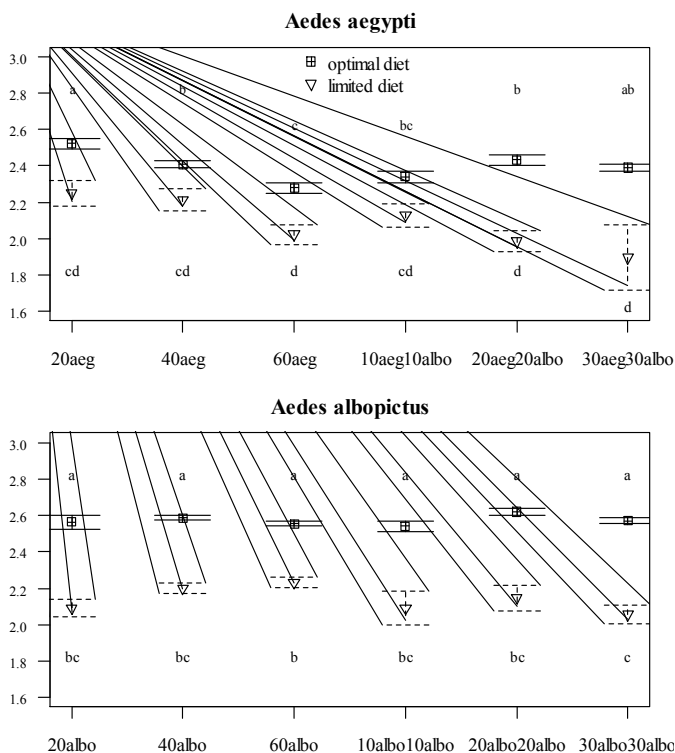


Fig. 5. Mean of wing length (\pm se) for each diet, treatment and density combination for both species. Means sharing the same letter are not significantly different (Pairwise t test with “BH” correction).

Another interesting interaction for *Ae. aegypti* was between density and treatment. At low density (20 individuals) average wing length was higher in the presence of conspecifics

(2.43mm) than in the presence of heterospecifics (2.29mm) under optimal diet. At medium density (40 individuals) wing length under intraspecific interaction (with presence of conspecifics) (2.35mm) was equivalent to average wing length under interspecific interaction (2.33mm). At higher density (60 individuals) average wing length was higher with presence of heterospecifics (2.33mm) than with conspecifics (2.20mm). For *Ae. albopictus* diet was also the most significant parameter that affected wing length. Mean wing length under optimal diet was around 2.57mm in comparison with 2.15mm under limited diet.

Under all treatments the females of *Ae. albopictus* were able to lay eggs as the minimum wing length recorded that allows oviposition was 1.9mm and this value was never obtained in these experimental conditions. The effect of density was almost significant (Table. 4). Low density (20 individuals) led to significantly inferior wing length (2.37mm) in comparison with densities 40 and 60 that were around 2.45mm. Then the effect of interaction diet: treatment was the most visible under limited diet as average wing length in presence of heterospecifics was lower than wing length in presence of conspecifics for high density. However under optimal diet there were no differences between mean wing length for the different treatments.

Effects of temperature

In the condition tested, survivorship was not affected by temperature, species and interaction (Table. 4). Mean survivorship varied from 70 to 85% whatever the species and the temperature (Fig. 6). Otherwise, pupation time was affected mainly by temperature then by species but not by the interaction. For both species the most rapid developmental time occurred at 25°C (around 5.5 days) and was not significantly different between the 2 species. At the 2 other temperatures, *Ae. aegypti* developed faster than *Ae. albopictus*, the pupation occurring on average one day before. The increase of temperature between 20°C and 25°C led to a decrease of P50 (around 3 days) whereas the increase of temperature between 25°C and 30°C led to an increase of P50 (between 1 and 2 days).

Table 4. Least square ANOVA for survivorship and P50 under 3 temperature conditions for the cohort of *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus*. (Codes for effects: Temp:Temperature, Sp:Species, P50: Mean pupation time)

	Survivorship				P 50			
	Df	SS	F	P	Df	SS	F	P
Temp	2	0.0062	0.146	0.864	2	40.646	33.637	<0.0001
Sp	1	0.0013	0.062	0.805	1	9.375	15.517	<0.001
Temp:Sp	2	0.0237	0.560	0.580	2	1.937	1.603	0.228
Residuals	18	0.3810			18	10.875		

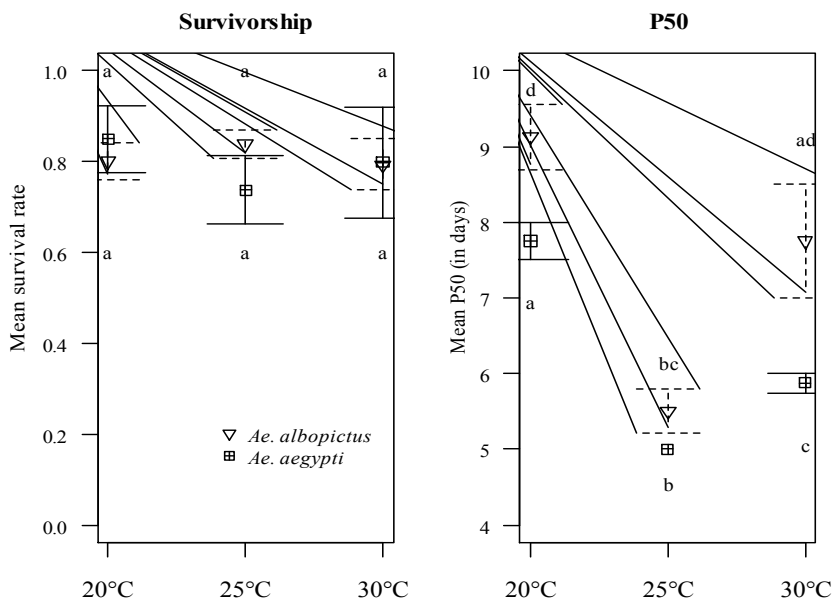


Fig. 6. Mean survivorship (\pm se) and mean Pupation time (P50) at different temperatures with no food limitation

Discussion

In this study, under laboratory conditions, we proved that competitive interactions between *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti* at the larval stage exist in Reunion Island. Based on the estimated finite rate of increase (λ'), *Ae. albopictus* is the superior competitor able to maintain a positive population growth at higher density and lower per capita resource availability in comparison with *Ae. aegypti*. Parameters at individual levels as the survivorship and the estimated fecundity (according to wing length measurement) were also greater for *Ae. albopictus* whatever the conditions offered.

Resource competition among larvae is the predominant mode of interaction in this experiment as this was the main parameter that affected pupation time, λ' , survivorship and fecundity for both species. Under optimal diet, *Ae. albopictus* grew better than *Ae. aegypti* as its population rate of increase was significantly upper. More drastic effects were observed on population of *Ae. aegypti* under limited diet as no growth occurs ($\lambda' < 1$) whereas for *Ae. albopictus* there was a decrease in λ' (but still > 1) that does not prevent the population growth. In Florida or in Brazil, *Ae. albopictus* also showed a better resistance to starvation in comparison with *Ae. aegypti* (Juliano 1998, Braks et al. 2004, Barrera 1996). Resistance to starvation, generally greater in the better performing species could also be a measure of larval performance and competitiveness for the species (Barrera 1996). The hypothesis is that more successful larvae store larger energy reserves and resist the lack of food for a longer period of time. If food limitation or crowding is common in artificial containers, *Ae. albopictus* may have a better chance of survival, particularly during bottleneck events (Barrera 1996). In our study, both survivorship and fecundity were negatively affected by diet changes for both species. In the literature the effect of food limitation on λ' , is principally due to reduction of survivorship as treatments affect poorly the wing length (Juliano 1998, 2004, Braks 2004). This effect is particularly important as survivorship is the life history variable most closely associated with fitness (Juliano 1998) and most directly related to potential for local extinction of a species (Juliano 2004). The fecundity of these species is generally poorly affected by lack of food except for *Ae. albopictus* under particular conditions (Juliano 1998, Braks 2004). In our result the effect on survivorship is evident but there is also significant effect of competition on fecundity of *Ae. aegypti*, a phenomenon never observed even when this species is in decline. In fact under limited diet, *Ae. aegypti* is not able to oviposit anymore whereas for *Ae. albopictus* this condition only leads to a reduction in fecundity around 20 eggs per female. This underlines once more that the vulnerability

of the *Ae. aegypti* strain from Reunion Island is linked to its low fecundity. This trait under unstressed conditions was already the trait that differed markedly between population of Reunion island and population from other parts of the world (Bagny 2009, Chapitre 2). Indeed, *Ae. aegypti* of Reunion Island did not present the same life history strategy as *Ae. albopictus* for the fecundity. A female of *Ae. albopictus* lays around 150 eggs during its whole life whereas *Ae. aegypti* laid around 58 eggs at 25°C. Differential effects of limited diet on survivorship, fecundity and intrinsic rate of increase of both species is a first explanation in favor of displacement and reduction of *Ae. aegypti* following introduction of *Ae. albopictus* in the island as it was suggested in other areas (Barrera et al 1996, Braks 2004).

In this study, the effect of temperature on species interaction was also evaluated but in the conditions tested, this parameter does not significantly modify the survivorship of both species. Only mean pupation time was affected by this factor. A minimum time for pupation is observed at 25°C and a 5°C decrease or increase around this temperature leads to increase the pupation time. This result is surprising at 30°C, as shorter development time was expected for both species as mean development time generally decreases when temperature increases. This increase observed at 30°C could reveal a cost of the presence of heterospecifics for both species when they interact at high temperatures. However, this observation would need further investigations to be better interpreted. The lower temperature (20°C) does not seem to have an effect on species interaction. Similar results were found in Florida where temperatures between 24° and 30°C did not alter the outcome of larval competition between strains of *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti* (Lounibos 2002). The authors only found that at high temperature, the estimated finite rate of increase was significantly higher for both species.

The effect of intraspecific competition was also investigated in our study by manipulating density of conspecifics. For both species, pairwise comparisons exhibit a significant decrease in λ' when the density is increasing (density 20 in comparison with density 60) under optimal diet. For *Ae. aegypti* a significant decrease also occurred for the survivorship and fecundity, whereas no difference was observed for *Ae. albopictus* for these 2 parameters. The negative effect of high density on parameters (λ' , survivorship and fecundity) under optimal diet might not be the result of a lack of food as the amount of food provided per larva was the same whatever the density. Other factors linked with density could be involved in the intraspecific competition and could partly explain the costs of competition expressed through modifications of life-history traits. First, as density increases the frequency of physical contact among individuals also increases and could represent a source of stress as suggested for *Ochlerotatus cantans* larvae (Bedhomme et al. 2005).

But in our experimental conditions, the number of larvae per container is low enough to avoid contact between larvae and competition for the access to air. Even at high density there is on average 1.2 larvae per cm². It has been demonstrated that competition for space between these *Aedes* species occurs with a minimum density of 100 larvae for 10 cm² (Russell 1986). Another explanation could be that at high density under limited diet, larvae of *Ae. aegypti* might be more sensitive to waste metabolites produced by conspecifics (Dye 1984, Bedhomme et al. 2005). These products could be nitrogenous wastes which toxic effect has been partly demonstrated for *Ae. aegypti* (Bedhomme et al. 2005). In fact, authors show that when *Ae. aegypti* grows in water in which another conspecific individual has already grown, negative effects occur on the fitness: developmental time is increased, whereas adult longevity, wing length and dry weight of starved females are reduced. Pollution of the environment by conspecific individuals might thus be partly responsible for the negative effects of intraspecific competition for *Ae. aegypti*. In our study, the pupation time of *Ae. aegypti* also increases in intraspecific interaction in comparison with interspecific one. This argument is also in favor of possible release of molecules by conspecifics that delay the pupation time (Bedhomme et al. 2005). Intraspecific competition by increasing density is known to affect *Ae. aegypti* population growth rate and survivorship (Moore et al 1969, Juliano 1998, Braks et al 2004, Murrell and Juliano 2008) but the effects on *Ae. albopictus* population are less obvious (Juliano 1998,, Braks 2004, Armistead et al 2008, Murrell and Juliano 2008, Yee et al 2007).

Presence of heterospecifics does not modify survivorship, fecundity and λ' for *Ae. albopictus* in comparison with presence of conspecifics. For *Ae. aegypti* too, no effect is observed at high density combination with heterospecifics. However, at low density (20 individuals) there is a cost in being in presence of *Ae. albopictus* as individual survivorship and fecundity is lower under this condition. This could attest that interspecific competition by interference between *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* is asymmetric and affect principally *Ae. aegypti*. So at low density the cost of interspecific competition is higher than the cost of intraspecific interaction for *Ae. aegypti*. This result is not in favor of a stable coexistence between *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti*. In fact, classical interspecific models (Lotka-Volterra) produce 2 possible equilibria: either the elimination of one species or a stable equilibrium in which the two species coexist. Stable coexistence occurs when interspecific competition is weak compared with intraspecific competition (Duyck et al. 2004) or in our case both types of competition are equivalent or interspecific competition effect is upper under certain conditions. Often, it is expected that asymmetrical competition would lead to competitive exclusion of the species that is more negatively affected by interspecific competition

(Lawton and Hassell 1981, Schoener 1983). The advantage of *Ae. albopictus* over different resident species has been well established (Armistead et al 2008, Carrieri et al 2003, Constanzo et al 2005b). But the mechanism by which *Ae. albopictus* has this competitive advantage remains elusive, although this mosquito may be more efficient at resource acquisition (Barrera 1996) through differential allocation of time to foraging vs. non-foraging activities (Yee et al 2007). In Illinois, it has been shown that *Ae. albopictus* displays a greater preference for foraging on animal vs. leaf material than does *O. triseriatus* (Kesavaraju et al. 2007), providing further evidence that interspecific behavioural differences may affect the outcome of competition. So as the outcome of competition is dependent of many factors (as type of resources provided as seen in introduction) we could understand that *Ae. aegypti* is not necessarily totally excluded from an area after the arrival of *Ae. albopictus*. A recent study in North America shows interpopulation variation in the competitive ability of *Ae. albopictus* that may partly explain the geographic pattern of coexistence with or extinction of *Ae. aegypti* (Leisnham et al. 2009). In some cases, environmental factors may alter the presence or severity of interspecific competition and so the pattern of coexistence between the competitors (Leisnham and Juliano 2009). In the present study we evaluated the effect of temperature but under the condition tested it might not play an important role. Most investigations of condition-specific competition have mainly focused on differences in the physical variables that affect competitive interactions (Dunson and Travis 1991, Taniguchi and Nakano 2000, Facon et al. 2004, Thomas and Holway 2005, Murrell and Juliano 2008) and particularly the role of the drought for the interaction between *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* (Constanzo et al. 2005a). Drought could reverse the issue of the competition allowing *Ae. aegypti* to outcompete *Ae. albopictus* (Constanzo et al. 2005a). In Reunion island, *Ae. aegypti* only occurs on the drier coast so succession in dry and wet periods could give an advantage to *Ae. aegypti* that could explain the survival of the population on the island in small areas. Indeed, life history traits of the *Ae. aegypti* strain of Reunion Island also show a better adaptation to dry conditions (i.e. egg size and shorter dvpmt time) (Bagny 2009, Chapitre 2). Further investigations are needed to evaluate the true role of drought in the persistence of *Ae. aegypti* on the island.

In Reunion Island, we have identified asymmetric competition between both species that affects particularly *Ae. aegypti*. Both species interact in different ways. Whatever the mechanism of competition studied, the asymmetry observed is always in favour of *Ae. albopictus*. So competition for resource exploitation and competition by interference due to presence of heterospecific larvae could be factors explaining the decline of *Ae. aegypti* population in the island.

So the better ability to competition of *Ae. albopictus*, even in high density and limited diet, is in favor of a more K strategist species (i.e. it is well adapted to colonize saturated habitats) than *Ae. aegypti*. Indeed comparison of life history traits of both species shows that *Ae. albopictus* is also a better r strategist because of its higher fecundity and smaller eggs. This invasive species is both a good colonizer of available niches but is also the best in already occupied niches which could limit the expansion of another species with similar ecological niches as *Ae. aegypti*. Indeed, interspecific competition is equal or superior to intraspecific competition under low density for *Ae. aegypti* which compromises a stable coexistence between both species when they interact. An exclusion of *Ae. aegypti* would rather be expected except if this species has a refuge ecological niche that we have not identified. So Reunion Island is a complementary area where the establishment and expansion of *Ae. albopictus* might have been facilitated by its ecological plasticity in one way but also by its high ability to outcompete resident species.

References cited

- Alto, B. W., L. P. Lounibos, S. Higgs, and S. A. Juliano. 2005. Larval competition differentially affects arbovirus infection in *Aedes* mosquitoes. *Ecology* **86**:3279-3288.
- Armistead, J. S., J. R. Arias, N. Nishimura, and L. P. Lounibos. 2008. Interspecific larval competition between *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* (Diptera: Culicidae) in northern Virginia. *Journal of Medical Entomology* **45**:629-637.
- Bagny, L., H. Delatte, P. David, D. Fontanille, and S. Quilici. Could life history traits explain the displacement and reduction of *Ae. aegypti* populations in Reunion Island? *Journal Animal Ecology*. **In review**.
- Bagny, L., H. Delatte, N. Elissa, S. Quilici, and D. Fontenille. 2009. *Aedes* (Diptera: Culicidae) vectors of arboviruses in Mayotte (Indian Ocean) : distribution area and larval habitats. *Journal of Medical Entomology*. **46**:198-207.
- Bagny, L., H. Delatte, S. Quilici, and D. Fontenille. Progressive decrease in *Aedes aegypti* distribution in Reunion Island since the 1900's. *Journal of Medical Entomology*. **46** : 1541-1545.
- Barrera, R. 1996. Competition and resistance to starvation in larvae of container-inhabiting *Aedes* mosquitoes. *Ecological Entomology* **21**:117-127.

- Bedhomme, S., P. Agnew, C. Sidobre, and Y. Michalakakis. 2005. Pollution by conspecifics as a component of intraspecific competition among *Aedes aegypti* larvae. *Ecological Entomology* **30**:1-7.
- Begon, M., C. R. Townsend, and J. L. Harper. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Wiley-Blackwell. 752pp.
- Benedict, M. Q., R. S. Levine, W. A. Hawley, and L. P. Lounibos. 2007. Spread of the Tiger: Global Risk of Invasion by the Mosquito *Aedes albopictus*. *Vector-borne and zoonosis diseases* **7**:76-85.
- Black, W. C., D. K. McLain, and K. S. Rai. 1989. Patterns of Variation in the rDNA Cistron Within and Among World Populations of a Mosquito, *Aedes albopictus* (Skuse). *Genetics* **121**.
- Braks, M. A. H., N. A. Honorio, L. P. Lounibos, R. Lourenco-De-Oliveira, and S. A. Juliano. 2004. Interspecific competition between two invasive species of container mosquitoes, *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera : Culicidae), in Brazil. *Annals of the Entomological Society of America* **97**:130-139.
- Braks, M. A. H., N. A. Honorio, R. Lourenco-De-Oliveira, S. A. Juliano, and L. P. Lounibos. 2003. Convergent habitat segregation of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera : Culicidae) in southeastern Brazil and Florida. *Journal of Medical Entomology* **40**:785-794.
- Briegel, H. and S. E. Timmermann. 2001. *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae): physiological aspects of development and reproduction. *Journal of Medical Entomology* **38**:566-571.
- Carrieri, M., M. Bacchi, R. Bellini, and S. Maini. 2003. On the competition occurring between *Aedes albopictus* and *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) in Italy. *Environmental Entomology* **32**:1313-1321.
- Chan, K. L., B. C. Ho, and Y. C. Chan. 1971. *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes albopictus* (Skuse) in Singapore City.2. Larval Habitats. *Bulletin of the World Health Organization* **44**:629-633.
- Christophers, S. R. 1960. *Aedes aegypti* (L.) the yellow fever mosquito: its life history, bionomics and structure. Cambridge University Press:750 pp.
- Connell, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacles *Chtamalus stellatus*. *Ecology* **42**.
- Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist* **122**:661-696.
- Costanzo, K. S., B. Kesavaraju, and S. A. Juliano. 2005a. Condition-specific competition in container mosquitoes: The role of noncompeting life-history stages. *Ecology* **86**:3289-3295.
- Costanzo, K. S., K. Mormann, and S. A. Juliano. 2005b. Asymmetrical competition and patterns of abundance of *Aedes albopictus* and *Culex pipiens* (Diptera : Culicidae). *Journal of Medical Entomology* **42**:559-570.
- Daugherty, M. P., B. W. Alto, and S. A. Juliano. 2000. Invertebrate carcasses as a resource for competing *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* (Diptera : Culicidae). *Journal of Medical Entomology* **37**:364-372.

- Delatte, H., J.-S. Dehecq, J. Thiria, C. Domerg, C. Paupy, and D. Fontenille. 2008. Geographic distribution and developmental sites of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) during a Chikungunya epidemic event Vector-Borne and Zoonosis Diseases **8**:25-34.
- Delatte, H., G. Gimmonneau, A. Triboire, and D. Fontenille. 2009. Influence of Temperature on Immature Development, Survival, Longevity, Fecundity, and Gonotrophic Cycles of *Aedes albopictus*, Vector of Chikungunya and Dengue in the Indian Ocean. Journal of Medical Entomology **46**:33-41.
- Denno, R. F., M. S. McClure, and J. R. Ott. 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects - competition reexamined and resurrected. Annual Review of Entomology **40**:297-331.
- Dunson, W. A. and J. Travis. 1991. The role of abiotic factors in community organization. American Naturalist **138**.
- Duyck, P. F., P. David, and S. Quilici. 2004. A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera : Tephritidae). Ecological Entomology **29**:511-520.
- Dye, C. 1984. Competition among larval *Aedes aegypti* : the role of interference. Ecological Entomology **9**:355-357.
- Facon, B., E. Machline, J. Pointier, and P. David. 2004. Variation in desiccation tolerance in freshwater snails and its consequences for invasion ability. Biological Invasions **6**:283-293.
- Gilotra, S. K., L. E. Rozeboom, and Bhattach.Nc. 1967. Observations on Possible Competitive Displacement between Populations of *Aedes aegypti* Linnaeus and *Aedes albopictus* Skuse in Calcutta. Bulletin of the World Health Organization **37**:437-446.
- Gratz, N. G. 2004. Critical review of the vector status of *Aedes albopictus*. Medical and Veterinary Entomology **18**:215-227.
- Hawley, A. H. 1988. The biology of *Aedes albopictus*. Journal of the American Mosquito control Association **4**:40 pp.
- Hobbs, J. H., E. A. Hugues, and B. H. I. Eichold. 1991. Replacement of *Aedes aegypti* by *Aedes albopictus* in Mobile, Alabama. Journal of the American Mosquito Control Association **7**:488-499.
- Juliano, S. A. 1998. Species introduction and replacement among mosquitoes: interspecific resource competition or apparent competition? Ecology **79**:225-268.
- Juliano, S. A. 2009. Species interactions among larval mosquitoes: context dependence across habitat gradients. Annual Review of Entomology **54**:37-56.
- Juliano, S. A., L. P. Lounibos, and G. F. O'Meara. 2004. A field test for competitive effects of *Aedes albopictus* on *Ae. aegypti* in South Florida: differences between sites of coexistence and exclusion? Oecologia **139**:583-593.
- Kesavaraju, B., D. A. Yee, and S. A. Juliano. 2007. Interspecific and intraspecific differences in foraging preferences of container-dwelling mosquitoes. Journal of Medical Entomology **44**:215-221.
- Kobayashi, M., N. Nihei, and T. Kiruhara. 2002. Analysis of the northern distribution of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Japan by geographic information system. Journal of Medical Entomology **39**:4-11.

- Lawton, J. H. and M. P. Hassell. 1981. Asymmetrical competition in insects. *Nature* **289**:793-795.
- Leisnham, P. T. and S. A. Juliano. 2009. Spatial and temporal patterns of coexistence between competing *Aedes* mosquitoes in urban Florida. *Oecologia* **In press**.
- Leisnham, P. T., L. P. Lounibos, G. F. O'Meara, and S. A. Juliano. 2009. Interpopulation divergence in competitive interactions of the mosquito *Aedes albopictus*. *Ecology* **90**:2405-2413.
- Livdahl, T. and G. Sugihara. 1984. Non-linear interactions of populations and the importance of estimating per capita rates of change. *Journal of Animal Ecology* **53**:573-580.
- Livdahl, T. 1984. Interspecific interactions and the *r-K* continuum: laboratory comparisons of geographic strains of *Aedes triseriatus*. *Oikos* **42**:193-202.
- Lockwood, J., M. Hoopes, and M. Marchetti. 2006. *Invasion Ecology*. Wiley-Blackwell.
- Lounibos, L. P. 2002. Invasions by insect vectors of human disease. *Annual Review of Entomology* **47**:233-266.
- Lounibos, L. P., G. F. O'Meara, R. L. Escher, N. Nishimura, M. Cutwa, T. Nelson, R. E. Campos, and S. A. Juliano. 2001. Testing predictions of displacement of native *Aedes* by the invasive Asian Tiger Mosquito *Aedes albopictus* in Florida, USA. *Biological Invasions* **3**:151-166.
- Lounibos, L. P., S. Suarez, Z. Menendez, N. Nishimura, R. L. Escher, S. M. O'Connell, and J. R. Rey. 2002. Does temperature affect the outcome of larval competition between *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*? *Journal of Vector Ecology* **27**:86-95.
- Mitchell, C. J. 1995. Geographic spread of *Aedes albopictus* and potential for involvement in arbovirus cycles in the mediterranean basin. *Journal of Vector Ecology* **20**.
- Moore, C. G. and R. F. Bradford. 1969. Competition in mosquitoes. Density and species ratio effects on growth, mortality, fecundity and production of growth retardant. *Annals of the Entomological Society of America* **68**:1325-1331.
- Murrell, E. G. and S. A. Juliano. 2008. Detritus type alters the outcome of interspecific competition between *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *Journal of Medical Entomology* **45**:375-383.
- Nawrocki, S. J. and A. H. Hawley. 1984. Estimation of the northern limits of distribution of *Aedes albopictus* in north America. *J Am Mosq Control Assoc* **3**:14-317.
- O'Meara, G. F., L. F. Evans, A. D. Gettman, and J. P. Cuda. 1995. Spread of *Aedes albopictus* and decline of *Ae. aegypti* (Diptera: Culicidae) in Florida. *Journal of Medical Entomology* **32**:554-562.
- Paupy, C., H. Delatte, L. Bagny, V. Corbel, and D. Fontenille. 2009. *Aedes albopictus*, an arbovirus vector: From the darkness to the light. *Microbes and Infection* **In Press**.
- Reiskind, M. H. and L. P. Lounibos. 2009a. Effects of intraspecific larval competition on adult longevity in the mosquitoes *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*. *Medical and Veterinary Entomology* **23**:62-68.
- Reitz, S. R. and J. T. Trumble. 2002. Competitive displacement among insects and arachnids. *Annual Review of Entomology* **47**:435-465.
- Rudnick, A. 1965. Studies of the ecology of dengue in Malaysia: A preliminary report. *Journal of Medical Entomology* **2**:203-208.

- Russell, R. C. 1986. Larval competition between the Introduced Vector of Dengue Fever in Australia, *Aedes aegypti* (L.), and a native container-breeding mosquito, *Aedes notoscriptus* (Skuse) (Diptera: Culicidae). Australian Journal of Zoology **34**:527-534.
- Sabatini, A., V. Raineri, G. Trovato, and M. Coluzzi. 1990. *Aedes albopictus* in Italia e possibile diffusione della specie nell'area mediterranea. Parasitologia **32**:301-304.
- Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. American Naturalist **122**:240-285.
- Shea, K. and P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. Trends in Ecology and Evolution **17**:170-176.
- Simard, F., E. Nchoutpouen, J. C. Toto, and D. Fontenille. 2005. Geographic distribution and breeding site preference of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* (Diptera : Culicidae) in Cameroon, Central Africa. Journal of Medical Entomology **42**:726-731.
- Tabachnik, W. J. and J. R. Powell. 1979. A world-wide survey of genetic variation in the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*. Genetic Research **34**:215-229.
- Taniguchi, Y. and S. Nakano. 2000. Condition-dependent competition: implications for the distributions of stream fishes. Ecology **81**:2027-2039.
- Thomas, M. L. and D. A. Holway. 2005. Condition-specific competition between invasive Argentine ants and Australian *Iridomyrmex*. Journal of Animal Ecology **74**:532-542.
- Tilman, D., M. Mattson, and S. Langer. 1981. Competition and nutrients kinetic along a temperature gradient: an experimental test of a mechanistic approach to niche theory. Limnology and Oceanography **26**:1020-1033.
- Washburn, J. O. and E. U. Hartmann. 1992. Could *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) become established in California tree holes? Journal of Medical Entomology **29**:995-1005.
- Yee, D. A., M. G. Kaufman, and S. A. Juliano. 2007. The significance of ratios of detritus types and micro-organism productivity to competitive interactions between aquatic insect detritivores. Journal of Animal Ecology **76**:1105-1115.

Chapitre III: Comportement de ponte d'*Ae. albopictus*

Dans ce dernier chapitre nous nous sommes intéressés au comportement de ponte des femelles d'*Ae. albopictus*. La dispersion des espèces sur le terrain et la capacité à coloniser de nouveaux gîtes sont liées dans une certaine mesure au comportement de ponte des femelles.

La plasticité écologique d'*Ae. albopictus* se traduit comme nous l'avons vu par sa capacité à coloniser une grande diversité de types de gîtes et par une tolérance à une large gamme de température. Il paraissait important de comprendre à une échelle plus fine si cette espèce colonise des eaux aux caractéristiques physico-chimiques spécifiques ou diverses. Nos observations de terrain nous avaient montré que, sur un site donné où elle est présente, l'espèce n'occupe pas tous les gîtes potentiels. Il persiste toujours quelques gîtes, dont les caractéristiques ne nous apparaissent pas directement, qui ne contiennent aucune larve malgré la présence de fortes populations de moustiques adultes. Nous nous sommes aussi intéressés aux gîtes contenant *Ae. aegypti* pour tenter de mettre en évidence des caractéristiques des eaux colonisées susceptibles d'expliquer, au moins en partie, la distribution différentielle de ces espèces.

Nous avons donc effectué des analyses physico chimiques des eaux de gîtes récupérées sur le terrain dans des zones de sympatrie entre *Ae. albopictus* et *Ae. aegypti* à différents moments de l'année 2008.

Aucune dichotomie très nette n'est ressortie de nos analyses entre les gîtes contenant des larves d'*Ae. albopictus* et ceux n'en contenant pas. Les composés identifiés ne semblent pas limiter la présence de l'espèce quelques soient les concentrations retrouvées exceptées peut être les fortes concentrations en sulfate. Sa présence serait par contre favorisée dans les eaux les plus chargées avec les plus fortes concentrations moyennes en potassium et en matière organique et les plus fortes conductivités. Bien évidemment l'absence de larves pourrait n'être que temporaire ou correspondre à la présence d'œufs en cours de développement embryonnaire. Nous avons toutefois essayé de minimiser ce risque en n'échantillonnant que des gîtes assez proches les uns des autres pour assurer une synchronie dans la mise en eau et une exploration potentielle par les femelles venues pondre à proximité. Les larves d'*Ae. aegypti* ont été retrouvées dans des eaux aux caractéristiques moins diverses qu'*Ae. albopictus* ; cette espèce semblant préférer les eaux les moins concentrées en ions et en matière organique.

La seconde partie de ce chapitre a pour but de mieux connaître le comportement de pré oviposition et d'oviposition des femelles d'*Ae. albopictus* en laboratoire dans le but de mieux évaluer certaines stratégies de dispersion mises en place. Nous voulions également étudier le

comportement d'oviposition d'*Ae. aegypti* en laboratoire afin de les comparer, mais le manque d'individus et surtout l'hétérogénéité de la fécondité des femelles de cette espèce a limité les possibilités d'expérimentation.

Nous nous sommes tout d'abord intéressés au comportement de sélection du gîte pour la ponte en évaluant la réponse des femelles à divers stimuli visuels, olfactifs et chimiques émanant des pondoires. L'attractivité des pondoires pour les femelles en test de choix a été mise en évidence par la quantification du nombre d'œufs pondus dans chacun d'entre eux. Les modifications des paramètres biotiques ou abiotiques des gîtes ont bien été perçues par les femelles. Elles pondent le plus dans les gîtes situés à l'ombre et préfèrent les pondoires dont l'eau est additionnée d'infusions de feuilles ou a préalablement abrité des stades larvaires conspécifiques. Cette attractivité envers les conspécifiques et les zones de végétation contribue à expliquer en partie la distribution de l'espèce sur le terrain.

D'un autre côté nous avons étudié certains mécanismes intrinsèques aux femelles conduisant aux dépôts des œufs. Nous avons mis en évidence que les femelles d'*Ae. albopictus* fractionnent leur ponte dans le temps et l'espace. S'il était confirmé sur le terrain, ce comportement tendrait à montrer chez cette espèce une stratégie de vie colonisatrice, pouvant favoriser sa dispersion. Si nous couplons à cela la capacité pour les larves à se développer dans une grande diversité de conditions, nous pouvons penser qu'il n'existe que peu de facteurs capables de limiter l'expansion d'*Ae. albopictus* dans les milieux naturels très spécifiques des ravines de l'île de la Réunion.

III.1 Caractéristiques physico-chimiques des eaux de développement des gîtes larvaires naturels d'*Ae. albopictus* et d'*Ae. aegypti* des ravines de la Réunion

Les deux sous chapitres suivant feront l'objet d'une publication qui est en cours de rédaction.

Introduction

L'eau, élément indispensable à la vie, est d'une nature très complexe. Elle contient des gaz dissous (oxygène, gaz carbonique, azote, méthane...) dont la solubilité varie en fonction de la température : plus la température est élevée moins les gaz sont dissous. La présence de ces gaz dans les milieux aquatiques a permis à la vie de prospérer, les animaux aquatiques ayant surtout besoin d'oxygène. L'oxygène dissout provient d'abord de la photosynthèse végétale qui dépend de l'ensoleillement mais aussi de la dissolution de l'oxygène atmosphérique. L'oxygène permet aussi aux bactéries aérobies présentes dans les écosystèmes aquatiques de dégrader les matières organiques biodégradables en composés plus simples comme le gaz carbonique, l'eau et l'ammoniac. Le gaz carbonique nécessaire à la croissance des plantes provient donc de la dégradation des matières organiques et de la respiration animale. L'eau contient aussi de très nombreuses substances organiques difficiles à individualiser et des substances minérales sous forme dissoute ou en suspension dont beaucoup d'ions dissous tels que le calcium (Ca^{++}), le magnésium (Mg^{+}), le sodium (Na^{+}), le potassium (K^{+}), les carbonates (CO_3^{-}), les bicarbonates (HCO_3^{-}), les sulfates (SO_4^{-}), les chlorures (Cl^{-}) et les nitrates (NO_3^{-}). Ils proviennent pour l'essentiel du lessivage des sols par les eaux de pluie et leur teneur dépend directement de la nature des roches du bassin versant

et peut varier du milligramme par litre au gramme par litre pour les eaux les plus salées. D'autres éléments nutritifs comme l'azote (contenu dans l'ammoniac, les nitrites et les nitrates), le phosphore (contenu dans les phosphates) et la silice, mais aussi le fer et le manganèse sont aussi présents en moins grande concentration (du microgramme au milligramme par litre) (Armand 2000). Les détritiques organiques, particulièrement les feuilles présentes dans l'eau de développement, sont la principale source de carbone pour les communautés de moustiques dont les larves se développent dans des récipients artificiels ou naturels (Carpenter 1983, Merritt et al. 1992, Kaufman et al. 2002). La croissance et la survie des larves de moustiques sont affectées par le type de détritiques organiques et par les nutriments présents dans l'eau de développement des larves (Leonard and Juliano 1995, Paradise and Dunson 1997, Yee et al. 2007).

Ainsi, après nous être intéressés aux facteurs biotiques et abiotiques tels que la présence de d'autres larves ou la température sur le développement des stades immatures nous souhaitons à une échelle plus fine comprendre l'effet de la composition physico chimique de l'eau de développement sur la présence des larves d'*Ae. aegypti* et d'*Ae. albopictus*. La plupart des études portant sur les analyses d'eau des gîtes s'intéressent à la différence de composition physico chimique des eaux de développement dans différents habitats afin d'expliquer les patterns de distribution observés au sein des communautés de moustiques (Vrtiska and Pappas 1984, Kling et al. 2007). Par exemple, Kling et al (2007) se sont intéressés à la composition des eaux de développement provenant de pneus situés dans des habitats forestiers et non forestiers. Ils montrent des différences au niveau de la charge en matière organique et des concentrations en phosphore total, entre les deux types d'habitats permettant d'expliquer en partie la plus grande diversité spécifique observée dans les zones forestières.

Le but de notre étude est une caractérisation de l'eau de développement des gîtes colonisés par les 2 espèces, qui pourrait nous aider à mieux comprendre la distribution différentielle d'*Ae. albopictus* et *Ae. aegypti* dans les ravines où ces espèces ont été trouvées en sympatrie. Notre hypothèse étant que les larves de chaque espèce pourraient avoir des exigences distinctes vis-à-vis des nutriments présents dans l'eau ce qui conditionnerait leur présence ou leur non présence. Nous voulions aussi comprendre si les gîtes non colonisés par les espèces avaient des caractéristiques particulières, certains composés organiques ou inorganiques pouvant être néfastes au développement des larves de l'une ou l'autre espèce.

Matériel et méthode

Au cours des prospections de terrain destinées à suivre la dynamique des populations d'*Ae. aegypti*, des prélèvements de l'eau des gîtes ont été réalisés à chaque fois que possible. Des eaux ont ainsi été prélevées dans différents types de gîtes : des gîtes sans aucune larve (témoin) (N=36), des gîtes avec des larves d'*Ae. albopictus* (N=65) et des gîtes avec des larves d'*Ae. aegypti* (N=14) souvent en présence d'*Ae. albopictus*. En effet *Ae. aegypti* a été retrouvé seul uniquement dans deux gîtes au cours d'une prospection en Août 2008. Cinq prélèvements ont été réalisés aux mois de janvier, avril, mai, juin et août 2008. Nous n'avons pu effectuer de prélèvements au cours des autres phases de prospection car les gîtes ne contenaient pas un volume suffisant pour les analyses. Ces prélèvements proviennent des Ravines Trois Bassins, La Fontaine, Claude et Vincenzo. Dans ces ravines les eaux des creux de rocher ont été prélevées sauf à Ravine Claude où les gîtes positifs pour la présence d'*Ae. aegypti* sont des creux de bambous. Pour comparer la composition des eaux contenant ou non *Ae. aegypti* nous nous sommes restreints aux ravines où l'espèce a été effectivement trouvée durant ces prospections (Ravine La Fontaine et Ravine Trois Bassins). Les 4 différentes ravines avaient été sélectionnées car *Ae. aegypti* y avait déjà été trouvé mais lors de nos prospections pour les prélèvements d'eau nous n'avons pas observé d'individus de cette espèce à Ravine Claude et Ravine Vincenzo. Nous n'avons donc pas inclus ces 2 ravines, car l'absence d'*Ae. aegypti* au moment de notre passage pouvait être liée à des facteurs indépendants des caractéristiques de l'eau de développement, ce qui aurait pu biaiser nos résultats.

Sur le terrain quatre paramètres ont été relevés in situ à l'aide d'un conductimètre : la conductivité, la teneur en oxygène, la température et le pH de l'eau. La conductivité mesure notamment la capacité de l'eau à conduire le courant entre deux électrodes. La plupart des matières dissoutes dans l'eau se trouvant sous forme d'ions chargés électriquement, la mesure de la conductivité permet donc d'apprécier la quantité de sels dissous dans l'eau. Comme la température, des contrastes de conductivité permettent de mettre en évidence des pollutions, des zones de mélanges ou d'infiltration.

Les eaux récupérées (en général la totalité du gîte) ont été analysées par un laboratoire d'analyse physico chimique de l'eau (Cirad - Laboratoire d'analyses agronomiques). La plupart des ions majeurs (SO_4^{2-} , Cl^- , $\text{PO}_4^{3-}\text{NO}_3^-$, Ca^{2+} , Mg^+ , Na^+ , K^+ , NH_4^{4+}) ont été quantifiés en mg/L par électrophorèse capillaire. Une mesure de la turbidité de l'eau a aussi été réalisée. Cette mesure de la turbidité exprimée en NTU (nephelometric turbidity unit) permet de préciser les informations visuelles sur l'eau. La turbidité traduit la présence de particules en suspension dans l'eau (débris

organiques, argiles, organismes microscopiques...). Une turbidité forte peut permettre à des micro-organismes de se fixer sur des particules en suspension. On utilise habituellement trois classes pour cette turbidité. Lorsque $NTU < 5$, l'eau est considérée comme claire, lorsque NTU est compris entre 5 et 30, l'eau est légèrement trouble et lorsque $NTU > 30$, l'eau est considérée comme polluée. Des graphiques exploratoires de types ACP) ont été réalisés sur l'ensemble des paramètres mais il n'a pas été possible de discriminer des facteurs explicatifs. Aussi, pour tester les variables affectant significativement la présence ou l'absence des espèces, des modèles linéaires généralisés ont été construits avec une famille binomiale pour la distribution des données. Les modèles sont des modèles simples ne modélisant que l'effet d'un paramètre à la fois pour des raisons de simplification des résultats. Pour tester la significativité des facteurs, un test de vraisemblance (χ^2) a été effectué. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R version 2.8.1 (2008-12-22).

Résultats

Caractéristiques des gîtes d'*Ae. albopictus*

Les paramètres turbidité, conductivité, teneur en Potassium, en Chlorure et en Sulfate ont un effet significatif sur la présence ou l'absence de l'espèce au sein d'un gîte (Tableau 1). En moyenne *Ae. albopictus* est plus fréquemment retrouvé dans les gîtes présentant les concentrations les plus fortes de ces composés sauf pour le Sulfate (Fig. 1). L'effet du Chlorure et du Potassium sont très liés, les ions K^+ étant souvent complexés avec les ions Cl^- . La corrélation entre ces 2 ions est très forte et de l'ordre de 85% (test de corrélation de Pearson, $p < 0,0001$). Les plus fortes teneurs en Potassium et en Chlore proviennent de l'eau des creux de bambous récupérés dans la Ravine Claude. Les cations majeurs sont K^+ dont les teneurs sont largement supérieures à tous les autres cations, puis Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} et NH_4^+ . Concernant les anions Cl^- est majoritaire, puis SO_4^{2-} et NO_3^- et P dont les teneurs sont très faibles. *Ae. albopictus* est retrouvé dans des gîtes qui ont en moyenne une turbidité supérieure à 50NTU et la turbidité maximale relevée dans un gîte avec présence d'*Ae. albopictus* est voisine de 250NTU. L'espèce est aussi plus fréquente dans les gîtes ayant une conductivité plus élevée mais cette forte conductivité est très influencée par la concentration en ion Potassium (test de corrélation de Pearson, $p < 0,0001$, $R = 86\%$). Enfin, le pH ne varie pas beaucoup d'un gîte à l'autre et peut être considéré comme neutre. Il en est de même pour la température de l'eau du gîte qui fluctue entre 23 et 24°C au moment du prélèvement. La mesure de l'oxygène dissous est délicate sur le terrain car le positionnement de la sonde dans le gîte (plus ou moins profond dans la colonne d'eau)

et les mouvements peuvent perturber les mesures. L'oxygène dissous est généralement inversement corrélé à la turbidité et dans notre cas une corrélation relativement faible existe entre ces paramètres (test de corrélation $p=0,003$, $R=38\%$).

Tableau 1. Régression logistique testant la relation entre les facteurs mesurés et l'occurrence d'*Ae. albopictus*

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	P(> Chi)
K	1	9.852	99	121.718	0.002
Turbidite	1	6.205	99	125.366	0.013
Conductivite	1	4.625	95	118.391	0.032
Cl	1	5.089	99	126.482	0.024
SO4	1	4.249	99	127.322	0.039

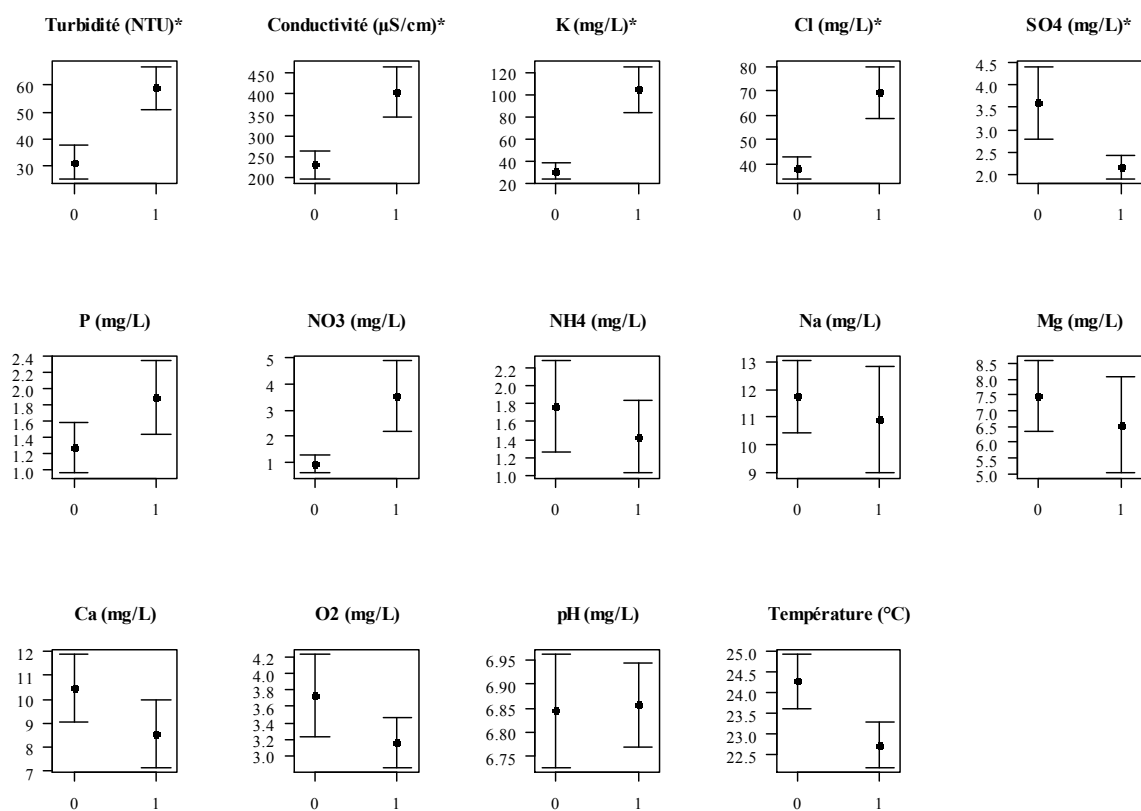


Fig. 1. Concentrations moyennes (\pm SE) de différentes molécules dans les eaux de prélèvements dans des gîtes contenant ou non des larves d'*Ae. albopictus*. * font référence aux facteurs significatifs

Tableau 2. Régression logistique testant la relation entre les facteurs mesurés et l'occurrence d'*Ae. aegypti*

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	P(> Chi)
Turbidité	1	4.468	43	51.331	0.035
K	1	3.763	43	52.035	0.052

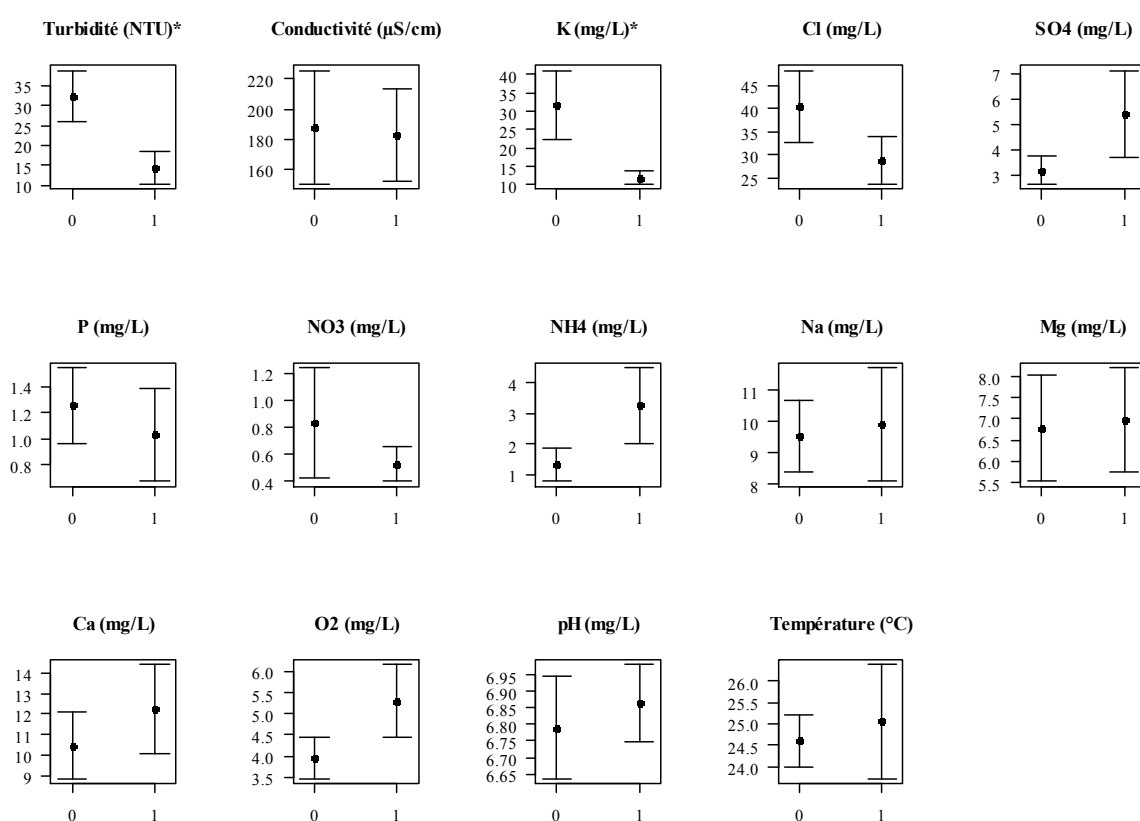


Fig. 2. Concentrations moyennes de différentes molécules dans les eaux de prélèvements de terrain contenant ou non des larves d'*Ae. aegypti*. *font référence aux facteurs significatifs

Caractéristiques des gîtes d'*Ae. aegypti*

Comme précisé dans le paragraphe « matériel et méthode » les eaux analysées pour la présence d'*Ae. aegypti* ne proviennent que de creux de rocher. Les paramètres significatifs pour la présence d'*Ae. aegypti* sont le Potassium et la turbidité (Tableau 2). Les teneurs moyennes en Potassium sont inférieures à celles relevées pour les gîtes à *Ae. albopictus* ce qui confirme le rôle joué par les bambous. Il en est de même pour le Chlore dont les teneurs sont deux fois plus faibles (Fig. 2). En revanche les teneurs fortes en Potassium sont plutôt défavorables à la présence de cette espèce ainsi que les fortes turbidités. *Ae. aegypti* est présent dans des gîtes avec une turbidité voisine de 15 NTU. Une tendance inverse à celle d'*Ae. albopictus* est observée vis-à-vis du Sulfate, l'espèce étant retrouvée dans des gîtes présentant des concentrations supérieures à 2,5 et 3 mg. Pour la plupart des autres ions il n'y a pas de différences nettes entre les concentrations dans les gîtes colonisés ou non. *Ae. aegypti* tend à être plus présent dans les gîtes les plus oxygénés donc ceux avec le moins de matière organique (test de corrélation de Pearson, $p=0,04$, $R= 37\%$). Le pH de l'eau est neutre aux alentours de 6,8 et la température des gîtes colonisés fluctue entre 24 et 26°C. La conductivité est aussi faible dans les gîtes avec ou sans la présence de l'espèce ce qui tend à confirmer que la conductivité présentée pour les analyses précédentes est liée aux creux de bambou. Cette espèce se retrouve dans des gîtes avec des teneurs plus fortes en NH_4 qu'en NO_3 alors que l'inverse est observé pour *Ae. albopictus*.

Discussion

Les larves d'*Ae. albopictus* sont retrouvées dans des gîtes présentant une gamme de caractéristiques physico chimiques des eaux plus large que celle des gîtes à *Ae. aegypti*. Elles se développent aussi dans des eaux contenant plus de matière organique. Comme nous l'avons présenté dans les résultats, les fortes teneurs en ions potassium et chlore et aussi la forte turbidité et conductivité sont liées aux creux de bambou. Mais ce résultat souligne surtout qu'*Ae. albopictus* est capable de se développer dans des habitats aux caractéristiques variés. En ne considérant que les creux de rocher, la présence d'*Ae. albopictus* semble aussi favorisée par de plus fortes teneurs en cations et en anions. A l'inverse l'augmentation des concentrations en ions ou de la charge en matière organique sont défavorables à la présence d'*Ae. aegypti*. Les ions Sulfate sont les seuls dont l'augmentation ne favorise pas la présence d'*Ae. albopictus* mais plutôt celle d'*Ae. aegypti*.

Il serait intéressant de mieux comprendre ce phénomène. L'azote et le phosphore n'ont pas d'effet significatif sur la présence d'*Ae. albopictus* ni d'*Ae. aegypti*. Des analyses d'eau similaires, réalisées par Costanzo et al. (2005) ne montrent pas non plus d'effet significatif de la teneur en phosphore et en azote sur l'abondance d'*Ae. albopictus* sur le terrain. Par contre, ils montrent une corrélation positive significative entre l'abondance et la conductivité. Similairement dans notre étude, la présence d'*Ae. albopictus* est moins fréquente dans les gîtes à faible conductivité.

Les teneurs en phosphore solubles trouvées dans les gîtes sont très faibles (< 2 mg/L) car les sols de la Réunion sont très fixateurs pour cet élément. La limitation du phosphore peut se produire dans différents systèmes aquatiques et ainsi limiter la communauté bactérienne (Sundareshwar et al. 2003) et affecter la croissance de certaines larves d'insectes (Perkins et al. 2004). Dans notre étude la présence de phosphore n'a probablement pas d'effet important car les espèces peuvent être présentes ou non dans les gîtes à faible teneur. Les concentrations en azote aussi sont très faibles dans les gîtes que nous avons prospectés qu'ils contiennent ou pas des larves. Par contre, il y a une différence entre les deux espèces vis-à-vis des formes d'azote présentes dans les gîtes. *Aedes aegypti* semble préférer des gîtes contenant des teneurs plus élevées en ammonium alors que *Ae. albopictus* préférerait ceux qui présentent davantage d'azote nitrique par rapport aux ions ammonium, ces ions pourraient agir comme répulsif pour cette espèce. D'ailleurs, en laboratoire, il a été montré que les femelles d'*Ae. albopictus* pondent significativement moins dans les gîtes contenant de l'ammonium (Gubler 1971) mais plus d'études sont nécessaires pour confirmer ce phénomène.

La turbidité moyenne retrouvée dans les gîtes colonisés par *Ae. albopictus* révèle une eau polluée si on se réfère aux critères de classification des eaux de source destinée à la consommation humaine. La forte turbidité est synonyme de présence de matière organique dans le gîte, nécessaire au développement des larves. Delatte et al (2008) avaient aussi montré que l'espèce est plus fréquente dans des eaux claires contenant de fortes teneurs en matière organique sur le terrain. Le fait que les eaux soient claires selon des critères visuels mais présentent une forte turbidité signifierait que la matière organique n'est pas en suspension mais plutôt en dépôt au fond du gîte. Comparativement, dans notre étude, *Ae. aegypti* est présent dans des eaux de faible turbidité donc avec moins de matière organique. Ces observations de terrain déjà intéressantes, nécessiteraient plus de prélèvements sur le terrain pour vérifier si des compositions différentes des eaux des gîtes seraient impliqués dans la distribution différentielle d'*Ae. albopictus* et *Ae. aegypti* sur le terrain. Ces analyses de terrain révèlent surtout l'adéquation des gîtes pour le développement des larves. Toutefois, il est communément admis que la distribution spatiale des stades aquatiques des espèces de moustiques est due au comportement de pré oviposition des femelles. Deux observations conduisent à cette conclusion : tout d'abord les femelles d'une espèce donnée déposent leurs œufs

dans un biotope particulier et ensuite une analyse de corrélation effectuée sur plusieurs habitats sur le terrain a prouvé que les larves présentes dans un biotope particulier correspondent aux œufs trouvés (Clements 1999). Cela n'aurait pas été le cas si les femelles pondaient au hasard et que les larves ne se développaient que dans des gîtes appropriés. D'autres phénomènes pourraient aussi affecter la distribution des espèces dans les gîtes larvaires (Ellis 2008). En Amérique du Nord, la distribution des larves d'*Oc. triseriatus*, moustique surtout inféodé aux creux d'arbres, est déterminée en partie par la sélection de l'habitat par la femelle mais aussi par un effet d'agrégation passive causée par le vent ou d'autres facteurs environnementaux, ou encore par l'hétérogénéité spatiale de la mortalité des adultes (Ellis 2008). Dans notre étude, il n'est pas possible de faire un lien direct entre les caractéristiques propices au développement des larves et celles attirant les femelles. Pour pouvoir aller plus loin dans cette mise en corrélation, il serait souhaitable de différencier ces deux processus. Pour comprendre les exigences liées au développement des larves sur le terrain il faudrait placer des larves nouvellement écloses dans différents biotopes et suivre leur évolution. D'un autre côté afin de tester l'attractivité des femelles pour différents pondoires, on pourrait proposer aux femelles sur le terrain des pondoires de différentes compositions. Il serait également intéressant d'identifier en laboratoire les substances capables d'attirer les femelles.

Nous n'avons pas réussi à mettre en évidence des composés qui sembleraient limiter la présence des larves d'*Ae. albopictus* à l'exception peut être des concentrations trop élevées en sulfate et du manque de matière organique mais tout ceci reste à confirmer. Il serait surtout intéressant d'étudier l'effet synergique des paramètres pour mieux comprendre la distribution des espèces. Notre étude préliminaire a quand même permis de montrer qu'*Ae. albopictus* fait preuve une fois encore d'une capacité à se développer dans une large gamme de conditions physico-chimiques, comparativement à *Ae. aegypti*.

Références bibliographiques

- Armand, D. 2000. Eau douce. Saga Science. CNRS. <http://www.cnrs.fr/cw/dossiers/doseau/accueil.html>.
- Carpenter, S. R. 1983. Resource limitation of larval treehole mosquitoes subsisting on beech detritus. *Ecology* **64**:219-223.
- Clements, A. N. 1999. The biology of mosquitoes, Volume 2: Sensory reception and behaviour. CABI Publishing.

- Costanzo, K. S., K. Mormann, and S. A. Juliano. 2005. Asymmetrical competition and patterns of abundance of *Ae. albopictus* and *Cx. pipiens* (Diptera : Culicidae). *Journal of Medical Entomology* **42**:559-570.
- Ellis, A. M. 2008. Linking movement and oviposition behaviour to spatial population distribution in the tree hole mosquito *Ochlerotatus triseriatus*. *Journal of Animal Ecology* **77**:156-166.
- Gubler, D. J. 1971. Studies on Comparative Oviposition Behavior of *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* and *Aedes*-(Stegomyia) *Polynesiensis* Marks. *Journal of Medical Entomology* **8**:675-682.
- Kaufman, M. G., W. Goodfriend, A. Kohler-Garrigan, E. D. Walker, and M. J. Klug. 2002. Soluble nutrient effects on microbial communities and mosquito production in *Ochlerotatus triseriatus* habitats. *Aquat. Microbiol.Ecol.* **29**:73-88.
- Kling, L. J., S. A. Juliano, and D. A. Yee. 2007. Larval mosquito communities in discarded vehicle tires in a forested and unforested site: detritus type, amount, and water nutrient differences. *Journal of Vector Ecology* **32**:207-217.
- Leonard, P. M. and S. A. Juliano. 1995. Effect of Leaf-Litter and Density on Fitness and Population Performance of the Hole Mosquito *Aedes Triseriatus*. *Ecological Entomology* **20**:125-136.
- Merritt, R. W., R. H. Dadd, and E. D. Walker. 1992. Feeding behavior, natural food, and nutritional relationships of larval mosquitoes. *Annual Review of Entomology* **37**.
- Paradise, C. J. and W. A. Dunson. 1997. Effects of water cations on treehole insect communities. *Annals of the Entomological Society of America* **90**:798-805.
- Perkins, M. C., H. A. Woods, J. F. Harrison, and J. J. Elser. 2004. Dietary phosphorus affects the growth of larval *Manduca sexta*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* **55**:153-168.
- Sundareshwar, P. V., J. T. Morris, E. K. Koepfler, and B. Fornwalt. 2003. Phosphorus limitation of coastal ecosystem processes. *Science* **299**:563-565.
- Vrtiska, L. A. and L. G. Pappas. 1984. Chemical analysis of mosquitoes larval habitats in Southeastern Nebraska. *Mosquito News* **44**:506-509.
- Yee, D. A., B. Kesavaraju, and S. A. Juliano. 2007. Direct and indirect effects of animal detritus on growth, survival, and mass of invasive container mosquito *Aedes albopictus* (Diptera : Culicidae). *Journal of Medical Entomology* **44**:580-588.

III.2. Comportement de pré oviposition d'*Ae. albopictus*

Introduction

Selon Bentley & Day (1989), le comportement d'oviposition de la femelle de moustique peut être scindé en 2 phases: le comportement de pré oviposition et le comportement de ponte. La première phase regroupe la réponse comportementale de la femelle gravide qui conduit à son arrivée sur le site potentiel d'oviposition et la réponse indiquant que le site est acceptable et adéquat pour la ponte. Le comportement d'oviposition correspond au dépôt des œufs.

Le choix du site de ponte se fait donc pendant la phase de pré oviposition. Durant celle-ci, la femelle va choisir son site de ponte en répondant à une combinaison de facteurs visuels et chimiques mais aussi tactiles (Clements 1999).

Plusieurs organes de perception des stimuli émis par l'environnement sont impliqués dans le comportement de pré oviposition des femelles moustiques comme : les yeux composés et les sensilles tégumentaires tels que les sensilles des antennes ou les sensilles des tarses. Les sensilles tégumentaires sont sensibles aux forces mécaniques, aux substances chimiques ou à la chaleur. Les sensilles antennaires par exemple sont des organes principalement impliqués dans l'olfaction et parfois dans la thermoperception (Clements 1999). Chez les mâles notamment de la famille des Culicidae, les antennes ont évolué pour devenir un organe de l'ouïe capable de détecter les sons émis par le vol des femelles, attirant le mâle lors des phases d'accouplement. Les yeux composés des moustiques ont la capacité de percevoir des détails de l'environnement spatial ce qui permet d'effectuer des activités complexes comme voler contre le vent. Même si les moustiques sont actifs la nuit, ils ont une vision par apposition plus caractéristique des insectes diurnes et moins sensible que la vision par superposition. Toutefois, la sensibilité de leurs yeux est accrue par une structure ommatidienne non connue chez les autres insectes qui augmente leur capacité à capter la lumière. Dans leur comportement d'oviposition, les femelles sont réceptives à divers facteurs biotiques,

comme la présence de prédateurs (Blaustein and Chase 2007) ou de parasites, et abiotiques (Reeves 2004), qui contribuent à déterminer la réceptivité d'un gîte. Les études s'intéressant au comportement de pré oviposition d'*Ae. albopictus* sont moins nombreuses que celles

portant sur *Ae. aegypti*. Toutefois, certaines tendances générales ont été mises en évidence pour les femelles d'*Ae. albopictus* grâce notamment à l'étude de Gubler (1971) qui a exploré plusieurs paramètres susceptibles d'attirer les femelles gravides de cette espèce. Les femelles d'*Ae. albopictus* sont d'une part réceptives à des stimuli visuels. Elles préfèrent généralement pondre dans des gîtes situés à l'ombre en laboratoire comme sur le terrain (Gubler 1971, Delatte et al. 2008). La ponte est aussi stimulée par la présence de papier de ponte de couleur sombre plus que par du papier blanc et de la même manière des gîtes contenant des eaux de couleur sombre sont plus attractifs (Gubler 1971). Les femelles seraient aussi capables de différencier des gîtes de largeur différente car en laboratoire, elles pondent significativement plus dans les gîtes de plus grand diamètre (85mm vs 45mm) (Gubler 1971). Lorsqu'elles ont le choix entre différents types de pondoir en métal, en bambou et en verre les femelles pondent principalement dans les gîtes en bambou et en métal au détriment des gîtes en verre qui favoriseraient des températures plus élevées (Gubler 1971). Les femelles préfèrent également pondre sur un papier de ponte qui émerge de l'eau que directement sur la surface de l'eau à la différence des *Anopheles*. Ce comportement de pré oviposition observé chez la plupart des femelles d'*Aedes*, est lié au fait que les œufs ont besoin d'une phase d'assèchement pour optimiser l'éclosion.

Au-delà des caractéristiques physiques du gîte, les femelles seraient capables de discerner des différences dans la composition de l'eau qu'il contient correspondant à des stimuli olfactifs ou chimiques. En présence d'un gradient de pH allant de 3 à 10, les pH neutre ou légèrement alcalins (aux alentours de 8) stimulent davantage la ponte. Par contre les femelles sont repoussées par la présence d'ions ammonium en trop forte concentration dans le gîte (> 1% de la concentration totale en ion) (Gubler 1971). Dans le milieu naturel, les femelles choisissent préférentiellement des gîtes contenant une infusion de feuilles de plantes (de types chêne, avocats ou autres) par rapport à ceux qui ne contiennent que de l'eau pure (Jueco and Cabrera 1976, Holck and Meek 1988, Thavara et al. 1989, Santana et al. 2006). Sur le terrain il a aussi été montré que les femelles d'*Ae. albopictus* et d'*Ae. aegypti* pondent significativement plus dans des gîtes recevant des infusions de feuilles fraîches ou matures en comparaison avec des feuilles sèches ou immatures, fermentées depuis 15 à 20 jours. Les infusions anaérobies fermentées sont aussi plus attractives que les infusions aérobies fermentées (Santana 2006). Bien que des concentrations en infusion variées aient été utilisées dans ces différents travaux, l'effet sur la ponte reste le même (Lord 1998, Trexler et al. 1998, Trexler et

al. 2003). La réponse à de telles infusions pourrait être interprétée comme une réponse à un indice de présence de ressources dans le gîte. Toutefois, lorsque les ressources sont proposées directement sous forme de protéines (caséine) aux femelles, l'effet attractif lié à la présence de ressources pour les larves dans le gîte est moins évident et les femelles sont même repoussées (Gubler 1971). De même, la présence de 20 fourmis mortes dans un pondoir réduit significativement la ponte des femelles de *Wyeomyia smithii* Coquillett comparativement à un pondoir sans fourmi, bien qu'il ait été démontré par ailleurs que la présence de ces fourmis se traduit par un meilleur développement larvaire (Hoekman et al. 2007). Par contre, les femelles d'*Ae. aegypti* et *Ae. albopictus* sont attirées par les sites ayant déjà servi au développement de larves ce qui pourrait être un indicateur de la bonne qualité du gîte pour le développement de leur descendance (Yap et al. 1995). La femelle d'*Ae. aegypti* pond davantage dans des gîtes contenant des œufs (d'*Ae. albopictus* ou *Ae. aegypti*) répondant à des stimuli chimiques alors que la présence de larves ou de nymphes n'améliore pas significativement l'attractivité du pondoir (Allan and Kline 1998). Au contraire, celle d'*Ae. albopictus* pond significativement plus dans des gîtes contenant des larves ou des nymphes (quelle que soit l'espèce), alors que la présence d'œufs n'entraîne pas de différence significative (Marques and Miranda 1992).

L'existence d'un rythme circadien de ponte a été montrée sur le terrain et en laboratoire chez *Ae. albopictus* comme chez *Ae. aegypti*. Deux pics de ponte ont été mis en évidence chez les femelles d'*Ae. aegypti* de Tanzanie et de Trinidad, l'un au lever du jour et l'autre à la tombée de la nuit, ce dernier étant le plus important (Chadee and Corbet 1990, Clements 1999). Ce rythme peut être aussi influencé par des variations d'humidité. Ainsi, *Ae. aegypti* pond davantage autour de 16h en période sèche, et de 20h en période humide (Harrington et al. 2008). La femelle d'*Ae. albopictus* a un pic d'oviposition au milieu de l'après-midi aux alentours de 16h avant le crépuscule (Trexler et al. 1997). Pour les deux *Aedes*, il a été montré que très peu d'œufs sont pondus la nuit (Harrington et al. 2008). Toutefois, si les sites d'oviposition ne sont pas disponibles la nuit, la périodicité des pontes disparaît chez *Ae. aegypti* (Chadee and Corbet 1990), les femelles gravides les utilisant apparemment pour se reposer la nuit avant la ponte diurne. Un autre comportement mis en évidence chez les femelles de certaines espèces de moustiques est le fractionnement des pontes. Mogi and Mokry (1980) sont les premiers à utiliser le terme de "skip oviposition" (fractionnement des pontes) pour décrire le comportement des femelles de *Wyeomyia smithii* qui distribuent les œufs issus d'un même cycle trophogonique dans différents sites de ponte. Les avantages possibles du fractionnement des pontes consistent en une dispersion accrue des œufs et une augmentation des chances de survie des larves. En contrepartie ce fractionnement demande davantage d'énergie à la

femelle, et augmente ses risques de mortalité avant la ponte. Les femelles d'*Ae. aegypti* fractionnent les pontes issues d'un cycle trophogonique dans le temps et l'espace (Corbet and Chadee 1993, Reiter et al. 1995). Reiter (1995) a montré que dans un habitat urbain, des femelles gravides dont les œufs ont été marqués au Rubidium pondent les œufs issu d'un seul cycle trophogonique pendant plusieurs jours et dans des

sites différents. Une autre méthode utilisée consiste à rechercher les liens de parentés entre des œufs collectés dans différents sites grâce à des marqueurs RFLP (Colton et al. 2003). Les auteurs ont ainsi pu prouver que des œufs issus d'une même femelle peuvent être retrouvés dans plusieurs gîtes. Enfin, une autre méthode consiste à comparer des femelles gravides et semi gravides à la dissection, en faisant l'hypothèse que des pontes fragmentées se traduiraient par un plus faible nombre d'œufs matures (Stade V de Christopher) chez les femelles gravides que d'oocystes en développement (Stade IIIa-IVb de Christopher) dans les femelles semi gravides. Toutefois, en utilisant une telle méthode, Harrington & Edman (2001) n'ont pu mettre en évidence de fractionnement des pontes chez *Ae. aegypti*. Il est possible que le fait que les femelles aient toutes été collectées à l'intérieur des habitations ait influencé les résultats (Colton 2003). Par contre, aucune étude n'a à notre connaissance été effectuée sur un éventuel comportement de fractionnement des pontes chez *Ae. albopictus*.

La plupart des études s'intéressant au comportement de pré oviposition des femelles d'*Aedes* spp. s'attachent à identifier des molécules attractives pour les femelles afin de définir le gîte de ponte le plus attractif qui pourrait fournir un outil fiable de surveillance de la dynamique des populations de moustiques (Holck 1988, Chadee 2009). En effet les *Aedes* étant moins sensibles à la lumière que les *Anopheles*, les pièges utilisant la lumière comme source d'attractif sont moins efficaces sur ces espèces.

Les études présentées ci après visent à mieux connaître le comportement de ponte d'*Ae. albopictus* de la Réunion dans le but de mieux appréhender certains mécanismes liés à la dispersion de cette espèce. En effet, si l'on excepte le travaux de Gubler (1971) qui s'est beaucoup intéressé à *Ae. albopictus*, peu d'études ont porté sur le comportement de ponte de cette espèce. Nous avons donc mené des études en laboratoire dans le but d'identifier des facteurs abiotiques et biotiques impliqués dans le comportement de pré oviposition des femelles d'*Ae. albopictus*. Nous nous sommes également intéressés au rythme circadien de ponte des femelles, qui peut nous renseigner sur le fractionnement temporel des pontes, et avons mis en place une expérience afin de démontrer l'éventuelle existence d'un fractionnement spatial des pontes.

Matériel et méthode

Matériel utilisé

Pour l'ensemble des résultats présentés dans ce chapitre, nous avons utilisé des individus provenant directement du terrain, récupérés au stade œuf dans des pondoires pièges préalablement déposés en milieu périurbain à Saint-Pierre.

Pour l'ensemble des expérimentations sur le comportement de ponte, un même protocole a été adopté. Après l'émergence, mâles et femelles sont laissés en cage pendant 4 jours. Puis les femelles sont gorgées sur souris et triées pour l'expérimentation. Seules les femelles qui se sont gorgées et qui ne paraissent pas trop petites (cela pouvant indiquer une faible fécondité, cf. chap 2) sont sélectionnées pour les expériences. Après le repas, elles sont laissées seules ou en cohortes en présence de mâles pour pallier à des défauts d'accouplement mais sans pondoire avec juste un coton imbibé d'eau sucrée. Deux jours après le repas, les femelles sont placées dans les cages d'expérimentation en plexiglas (L=75cm, l, h=25cm). Toutes les expériences se déroulent dans des chambres climatiques (25°C) avec une photopériode de 12h :12h.

Méthode

Etude du comportement de pré oviposition

Le comportement de pré oviposition a été étudié par des tests de choix en laboratoire. Plusieurs traitements ont été proposés à un lot de femelles et le nombre d'œufs pondus dans les différents traitements sont comparées. Les expériences se sont déroulées dans des cages d'expérimentation dans lesquelles des cohortes de femelles ont été mises en présence de différents types de pondoires. Ces pondoires sont disposés aléatoirement, à égale distance les uns des autres, et séparés par la plus grande distance possible compte-tenu de la cage d'essai. Les pondoires utilisés sont des pots en plastique de 100 mL (diam= 5,5 cm, h=6,8cm) remplis avec 70mL d'eau de développement sauf pour le test de choix entre différentes profondeurs. Un papier de ponte dont environ 5 cm émergent de l'eau est placé dans chaque pondoire. Selon les expériences, des cohortes de 8 à 10 femelles ont été suivies. Les femelles sont laissées pendant 48h dans la cage.

Effet des facteurs abiotiques

Trois facteurs abiotiques ont été étudiés, qui sont liés aux caractéristiques physiques du gîte (profondeur de la colonne d'eau, luminosité) ou aux caractéristiques de l'eau de développement (présence de différentes concentrations en N-P-K).

Trois profondeurs différentes de gîtes ont été proposées aux femelles (0,8 cm, 4 cm et 8 cm). Dans cette expérience la surface de contact entre l'eau et l'air est toujours la même (50 cm²) mais la profondeur de la colonne d'eau, et donc le volume, varient. Treize lots de 10 femelles ont été placés dans les cages en présence des 3 pondoires. L'eau proposée dans les pondoires est de l'eau distillée. La partie émergée du papier de ponte est de la même longueur dans chaque pondoire.

Dans une seconde expérience, trois conditions de luminosité ont été proposées aux femelles. Pour créer artificiellement des zones d'intensité lumineuse différente, les 2/3 de la cage ont été entourés par un plastique noir empêchant le passage de la lumière. L'intensité lumineuse a été mesurée à l'aide d'un luxmètre (HOBO®) ; pour chacune des 3 zones, elle correspond en moyenne à 2 lum/m² (zone obscure), 3 +/- 1 lum/m² (zone intermédiaire correspondant à la transition entre les zones obscure et lumineuse) et 10 +/- 2 lum/m² (zone lumineuse). Un pondoire ne contenant que de l'eau a été placé dans chaque zone et 9 cohortes de 7 femelles ont été suivies.

Dans une troisième série d'expériences, nous avons évalué l'attractivité de solutions présentant différentes concentrations en ions. Des solutions combinant des ions N, P, K dans les mêmes proportions que celles des engrais chimiques disponibles dans le commerce ont été proposées aux femelles. Ainsi 4 solutions ont été proposées : NPK1 (8mg/L-12mg/L-8mg/L), NPK2 (17-23-17), NPK3 (33-47-33) et NPK4 (50-70-50). Une série de tests de choix entre l'eau et l'une des 4 solutions ont été effectuées. Dans chaque cage 2 pondoires avec de l'eau et 2 pondoires avec la solution à tester ont été disposés aléatoirement. Six cohortes de 10 femelles ont été utilisées pour chaque test. A la fin de l'expérimentation, les femelles ont été disséquées. En effet, les différentes solutions de NPK n'ayant pas été proposées en même temps, il nous semblait important de connaître les proportions d'œufs déposés dans chaque type de pondoire par rapport à la totalité des œufs synthétisés par les femelles, afin de mieux identifier les éventuelles préférences des femelles.

Effet des facteurs biotiques

L'influence sur la ponte des femelles de la présence de protéines, d'infusion de plantes ou celle de la présence de stades immatures a été étudiée. Pour obtenir des solutions de concentration croissante en protéines, nous avons utilisé la levure de bière habituellement employée pour nourrir les larves dans les élevages. Les concentrations ont été choisies en fonction des quantités de levure correspondant aux conditions optimales (0,3 g/L), en excès (2 g/L) et limitantes (0,05 g/L) connues pour le développement des larves d'*Ae. albopictus* de la Réunion (Delatte et al 2009). Les 4

pondeurs contenant chacun les solutions testées sont placés au hasard dans le tunnel. Quatorze cohortes de 10 femelles ont été suivies.

Sur le terrain, les gîtes à la fois positifs pour *Ae. aegypti* et pour *Ae. albopictus* correspondent soit à des creux de rocher pouvant contenir des débris de feuilles ou de fruits de faux poivrier, soit à des tiges de bambous coupées. Aussi, dans chaque cage, des infusions de ces 2 plantes ont été proposées aux femelles avec de l'eau distillée pour troisième choix. Les infusions pures de bambous sont composées de 90 g de feuilles en morceaux dans 3 L d'eau, et les infusions de faux poivrier de 60 g de feuilles et 30 g de fruits pour 3 L d'eau laissés pendant 11 jours à 25°C (le terme infusion est un abus de langage et fait référence à une macération mais comme c'est le terme communément utilisé, nous continuerons de l'employer). L'effet des infusions pures et des infusions diluées a été testé en comparaison avec de l'eau distillée. Treize cohortes de 10 femelles ont été suivies.

Les expériences visant à évaluer l'influence de la présence de larves sur la ponte ont été décomposées en 2 tests. Dans le premier, 4 pondeurs contenant respectivement de l'eau distillée, de l'eau distillée avec 10 larves de conspécifiques, de l'eau ayant abrité le développement de larves de conspécifiques (eau de développement) et de l'eau de développement contenant 10 larves de conspécifiques sont proposées aux femelles. Seize cohortes de 10 femelles ont été suivies. Le deuxième test consistait à proposer également 4 pondeurs de compositions différentes aux femelles : un contenant de l'eau de développement d'*Ae. albopictus*, un autre de l'eau de développement d'*Ae. aegypti*, le troisième contenant une moitié d'eau de développement d'*Ae. aegypti* (1/2) et une moitié d'eau de développement d'*Ae. albopictus* (1/2) et le dernier pondeur contenant de l'eau distillée. Des exuvies ont été rajoutées aux eaux de développement. Neuf cohortes de 7 femelles ont été suivies.

Etude du comportement d'oviposition

Dans les deux expériences mises en place pour étudier le comportement de ponte, les femelles ont été placées individuellement dans des cages. Les pondeurs utilisés sont des petites cupules contenant une bandelette de papier de ponte accolée à la paroi. Les individus ont été préparés suivant le même protocole que celui décrit dans le paragraphe « matériel utilisé ».

Rythme de ponte

Pour le suivi du rythme circadien, 30 femelles ont été placées individuellement dans 30 cagettes métalliques (7 cm de large, 15 cm de long sur 6 cm de haut) recouvertes de mousseline. Les cagettes contiennent un pondeur et un coton imbibé d'eau sucrée. L'expérience s'est déroulée à la

lumière naturelle dans une salle à température ($24^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$) et humidité relative ($55\% \pm 2\%$ HR) constantes. Le premier jour, les femelles sont placées dans les cages individuelles avec un pondoir à partir de 6h30. De 6h30 à 19h, les pondoirs sont relevés et les bandelettes changées toutes les 2 heures, les œufs étant comptés à chaque prélèvement. Le suivi s'effectue sur 5 jours. Les expériences se sont déroulées au mois de juillet, quand le soleil se lève à 6h30 et se couche vers 17h30.

Fractionnement spatial des pontes

Pour le suivi du fractionnement des pontes, 20 femelles ont été placées individuellement dans des cages en mousseline (30 cm de large, 30 cm de long sur 30 cm de haut). Des cages plus grandes ont été utilisées afin que les femelles aient suffisamment d'espace pour voler et passer d'un pondoir à l'autre. Selon le test, 1, 2, 4 ou 6 pondoirs, disposés à équidistance les uns des autres, sont présentés dans chaque cage. Les femelles disposent d'un coton imbibé d'eau sucrée qui est régulièrement renouvelé et le niveau de l'eau du pondoir est maintenu constant. Les expériences se déroulent dans une salle d'élevage à température régulée ($T=25^{\circ}\text{C}$, HR= 60-70%). Les femelles sont laissées dans ces conditions pendant une semaine. Elles sont ensuite congelées et disséquées pour compter le nombre d'œufs non pondus. Si la femelle n'a pas pondu et qu'elle ne présente pas d'œufs, les spermathèques sont disséqués afin vérifier que la femelle était bien fécondée.

Analyses statistiques

L'effet des paramètres impliqués dans le comportement de pré oviposition a été analysé par un test de vraisemblance (test de Pillai) sur un modèle linéaire testant la relation entre la proportion d'œufs pondus dans les différents pondoirs proposés dans chaque expérience. Ensuite des tests de comparaisons multiples de moyenne de Wilcoxon (avec correction de « Bonferoni ») ont été effectués pour tester les différences observées entre les proportions moyennes d'œufs pondus au seuil de 5%. Pour tester l'effet des différents facteurs sur la ponte les mêmes tests de vraisemblances (test de Pillai) ont été réalisés sur un modèle linéaire testant la relation entre la proportion d'œufs pondus dans les différents pondoirs proposés dans chaque expérience. Les différences significatives entre les moyennes ont été obtenues par des tests de comparaison multiple de moyenne de Wilcoxon (avec correction de « Bonferoni ») au seuil de 5%. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R version 2.8.1.

Résultats

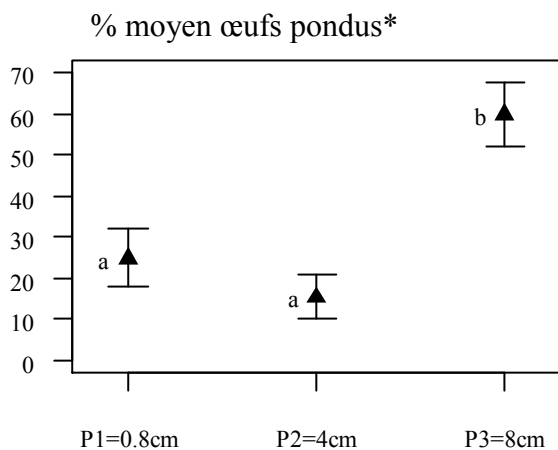


Fig. 1. Préférence de ponte en présence de pondoirs de différentes profondeurs

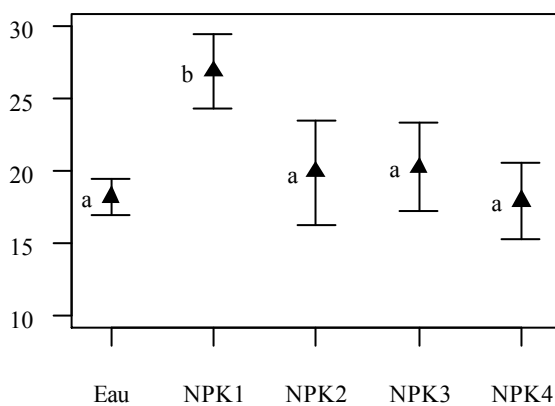


Fig. 2. Préférence de ponte en présence de pondoirs situés à l'ombre ou à la lumière

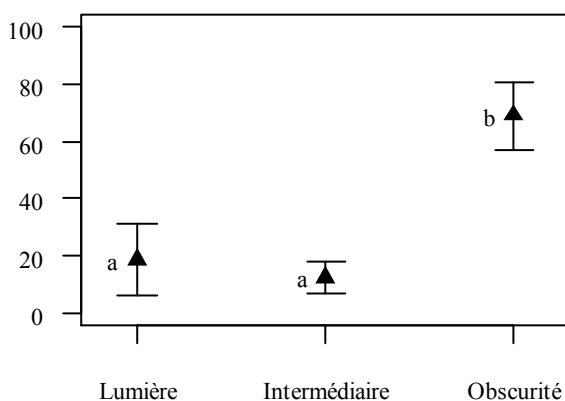


Fig. 3. Préférence de ponte en présence de pondoirs contenant différentes concentrations en N-P-K

La profondeur de la colonne d'eau a un effet significatif sur le nombre d'œufs pondus par les femelles dans chaque pondoir ($df=2$; Pillai=0,245 ; $F=2,509$; $P=0,04$). Les femelles pondent significativement plus dans les pondoirs les plus profonds (Fig. 1). Les différences de luminosités sont aussi détectées par les femelles ($df=2$; Pillai= 0,5770 ; $F=4,2580$; $P=0,005$) ; en effet elles pondent significativement plus dans les pondoirs situés dans la zone obscure (Fig. 2).

En revanche, la quantité d'œufs pondus dans les deux autres conditions n'est pas différente. La présence de différentes solutions de NPK n'a pas d'effet significatif sur la ponte des femelles ($df=4$; Pillai= 0.17 ; $F=1.77$; $P=0.087$). Dans cette expérimentation c'est la proportion d'œufs pondus par rapport au nombre total synthétisé par la femelle qui est prise en compte. Le facteur NPK n'est donc pas pertinent pour expliquer la stimulation de la ponte des femelles. Toutefois la moyenne d'œufs pondus dans le NPK1 est significativement supérieure à la moyenne pondue dans les autres pondoirs (Fig. 3).

* proportion pondue dans chacune des solutions en comparaison avec l'eau, par rapport au nombre total d'œufs synthétisés par les femelles. Les différentes lettres font référence aux différences significatives obtenues par un test de Wilcoxon avec une correction de Bonferroni.

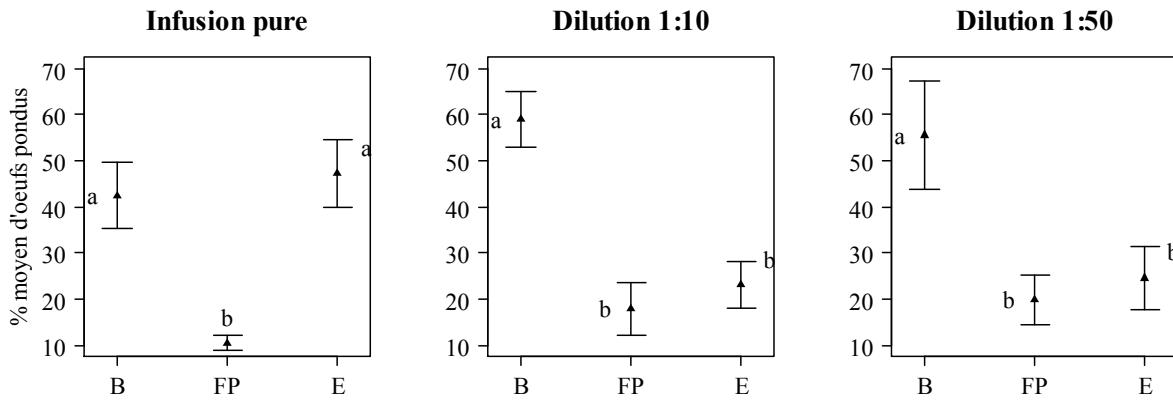


Fig. 4. Préférence de ponte en présence de pondoires contenant des infusions de bambou et de faux poivrier, pures ou diluées*

Dans cette expérience, les effets des paramètres « type d'infusion » et « dilution » ont été testés seul et en interactions. Le type d'infusion proposé a un effet significatif sur la ponte des femelles ($df=5$; Pillai=0.610 ; $F=6.318$; $P=5.32e-08$) alors que la dilution ou l'interaction entre les deux facteurs ne sont pas significatifs. Quelque soit le degré de dilution, les femelles pondent significativement plus dans le bambou (Fig. 4). Lorsque l'infusion de bambou n'est pas diluée, l'infusion de bambou n'est pas plus attractive que l'eau, alors que lorsque l'infusion est diluée, la femelle pond plus de 60% de ses œufs dans la première. Moins de 20% des œufs sont pondus dans le pondoire contenant une infusion de faux poivrier. Les femelles ne semblent pas attirées par cette infusion lorsqu'elle est pure (moins de 10% des œufs pondus) et lorsqu'elle est diluée son attractivité est comparable à celle de l'eau pure.

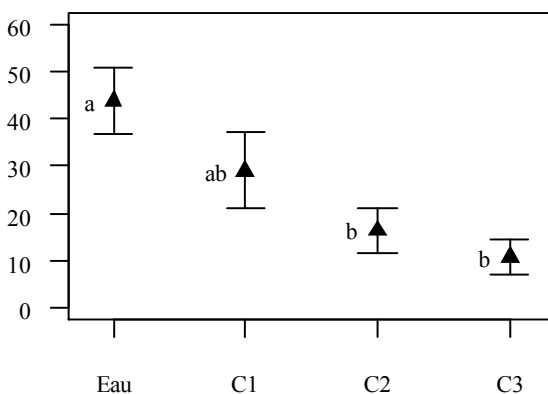


Fig. 5. Préférence de ponte en présence de pondoires contenant différentes concentrations en protéines*.

La concentration en protéines présente dans l'eau du pondoire n'a pas d'effet significatif sur la ponte des femelles ($df=3$; Pillai=0.279 ; $F=2.159$; $P=0.06$). Toutefois les femelles montrent une tendance à pondre plus dans les pondoires ne contenant que de l'eau ou les plus faibles concentrations (Fig. 5).

* Différentes lettres font référence aux différences significatives obtenues par un test de Wilcoxon avec une correction de Bonferroni).

L'effet de la présence de larves, de la présence d'eau de développement des larves et d'eau a été testé. Seule la présence d'eau de développement des larves ($df=1$; Pillai=0.47 ; $F=26.27$; $P=7e-09$) a un effet positif significatif sur la ponte des femelles (Fig. 6A). L'eau contenant des larves seules n'est pas plus attractive que l'eau pure. Enfin, l'eau de développement ayant abrité des larves d'*Ae. albopictus* a un effet significatif sur la ponte des femelles d'*Ae. albopictus* ($df=1$; Pillai=0,268 ; $F=6,590$; $P=0,003$) alors que l'eau de développement de larves d'*Ae. aegypti* n'a pas d'effet ($df=1$; Pillai=0,003 ; $F=0,061$; $P=0,94$) sur la ponte. Ce sont donc des traces de la présence des seules larves d'*Ae. albopictus* qui seraient détectées par les femelles dans ces pondoires. Les résultats confirment aussi que l'eau de développement des larves (quelques soit l'espèce) attire plus les femelles pour la ponte que l'eau (Fig. 6B).

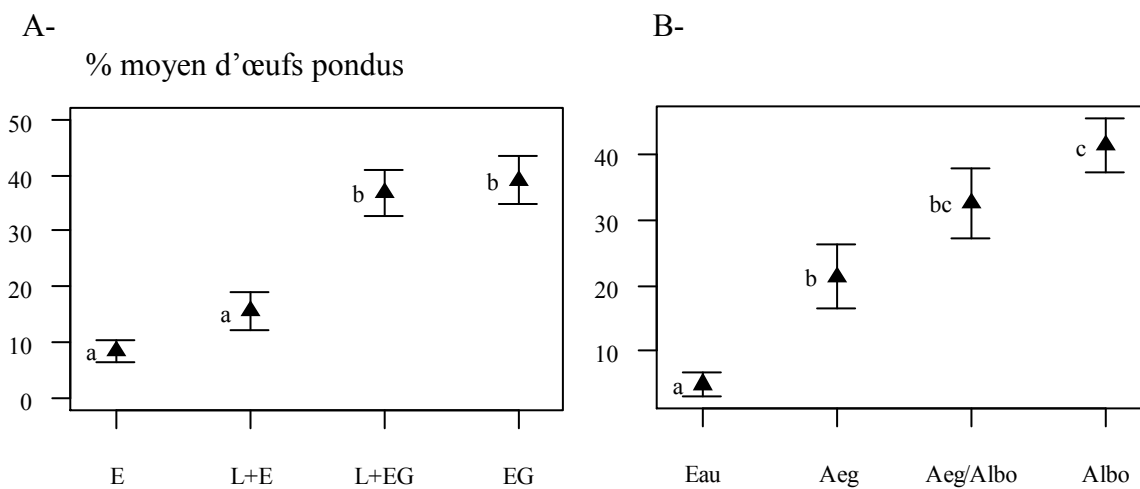


Fig. 6. Préférence de ponte en présence de pondoires contenant des larves ou de l'eau de développement des larves (A). Effet de la présence d'eau de développement de larves de conspécifiques et d'hétérospecifics sur la ponte des femelles (B) *

La tranche horaire affecte significativement la ponte des femelles ($df=6$; Pillai=0,235 ; $F=1,861$; $P=0,04$). Les pontes sont de plus en plus importantes à partir de 15h et jusqu'à la tombée de la nuit (Fig. 7). Le matin quelques pontes ont été observées. Un seul pic de ponte est observé sur 24h. L'étude du rythme circadien a aussi montré qu'en moyenne sur ces 5 jours d'expérimentations, les femelles ont pondu 1,7 ($\pm 0,7$) fois au cours d'un seul cycle trophogonique.

Le nombre de pondoires proposés a un effet significatif sur la proportion d'œufs pondus par les femelles ($df=3$; $SS=2,3013$; $F=5,0347$; $P=0,003$). A partir de 2 pondoires proposés, les femelles pondent plus de 50% des œufs qu'elles ont synthétisés (Fig. 8). Lorsque le nombre de pondoires est de 4 ou 6, les femelles tendent à pondre plus de 80% de leurs œufs. La présence de plusieurs pondoires semble donc être un facteur stimulant le dépôt des œufs chez les femelles d'*Ae. albopictus*.

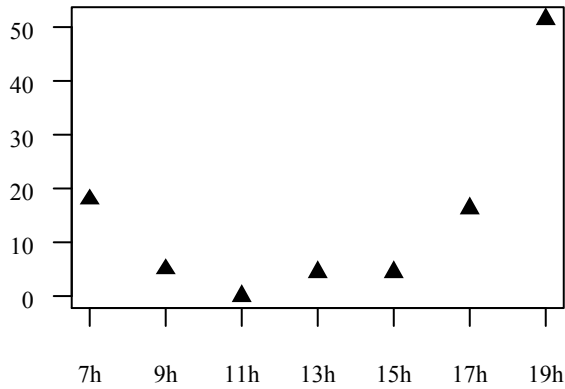


Fig. 7. Rythme circadien de ponte

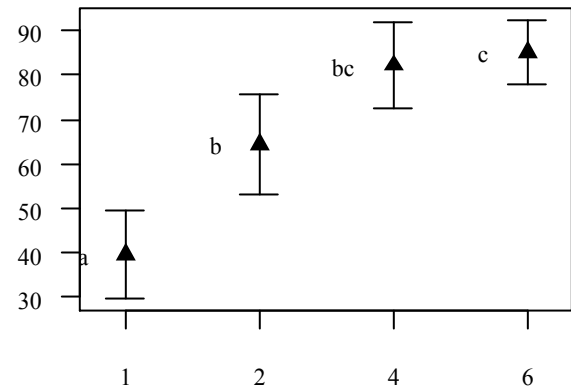


Fig. 8. Fragmentation spatiale des pontes chez *Ae. albopictus*. Différentes lettres font référence aux différences significatives obtenues par un test de Wilcoxon avec une correction de bonferroni).

Discussion

Les populations d'*Ae. albopictus* de l'île de la Réunion répondent à des stimuli visuels, olfactifs et chimiques émis par les sites d'oviposition en augmentant significativement le nombre d'œufs pondus dans les pondoires préférés.

En laboratoire, les femelles pondent plus de 70% des œufs dans des pondoires exposés à une faible intensité lumineuse. Un comportement similaire a été observé sur le terrain, en effet les gîtes larvaires artificiels ou naturels d'*Ae. albopictus* dans différents types d'habitats sont préférentiellement situés dans des zones ombragées (Delatte et al 2008). Les femelles en pondant dans des gîtes situés à l'ombre choisissent des habitats plus propices aux développements de sa descendance. En effet, ces zones ombragées sont souvent des zones avec plus de végétation qui sont nécessaires au développement d'*Ae. albopictus* (Hawley 1988). Les gîtes situés à l'ombre garantissent aussi une température de l'eau des gîtes aux alentours de 25°C (cf chap 3.1), optimale pour la survie des stades immatures. Les femelles sont aussi capables de détecter des variations dans la hauteur de la colonne d'eau. Elles pondent significativement plus dans les pondoires les plus profonds, qui présentent aussi un volume supérieur. Gubler (1971) avait déjà montré que les femelles de cette espèce pondaient davantage dans les gîtes présentant les plus grandes surfaces. Cette tendance à pondre préférentiellement dans des gîtes de grande taille pourrait être liée à la relative pérennité de tels gîtes, qui s'évaporeront moins rapidement que des gîtes de faible profondeur. Dans les 2 expériences précédentes, la femelle d'*Ae. albopictus* utilise surtout des stimuli visuels pour exprimer ses préférences de ponte.

Selon, Gubler (1971) même si *Ae. albopictus* est réceptif à des signaux visuels, olfactifs et chimiques, il semble plus guidé par des stimuli visuels dans son comportement de pré oviposition, comparativement à *Ae. polynesiensis* qui est plus réceptif aux signaux chimiques. Parmi les stimuli attractifs pour les femelles lors du comportement de recherche d'alimentation, les variations de couleur seraient particulièrement importantes chez cette espèce, comparativement à *Ae. aegypti* (Burkett and Butler 2005). Ainsi des signaux visuels permettraient à la femelle d'*Ae. albopictus* de localiser des gîtes physiquement propices à la ponte avant qu'une succession de signaux chimiques émis par les eaux de développement ne la renseignent sur leur convenance réelle.

La femelle d'*Ae. albopictus* semble indifférente à la présence de différentes concentrations en NPK dans l'eau du pondoir, même si elle a une légère tendance à pondre plus dans la concentration la plus faible (8-12-8). Ceci suggère qu'elle détecterait la présence de NPK à des doses inférieures à celles qui sont préférées par la femelle d'*Ae. aegypti* (Darriet and Corbel 2008). En effet, une étude similaire réalisée dans des conditions comparables a montré que les femelles *Ae. aegypti* pondaient significativement plus dans les solutions intermédiaires (17-23-17 mg/L et 33-47-33 mg/L) comme si elles ne détectaient pas les plus faibles concentrations et n'étaient pas attirées par les plus fortes (Darriet et Corbel 2008). Il est toutefois difficile de corréliser les résultats obtenus lors de ces expérimentations de laboratoire avec ceux obtenus sur le terrain car les teneurs en N, en P et en K retrouvées dans les creux de rocher ou les creux de bambous sont toujours largement inférieures (cf chap 3.1). Dans la combinaison NPK proposée, l'azote correspond à une association entre l'azote nitrique et l'ammonium dans des proportions de 1,6. Il y a donc une majorité d'ions nitrique qui sont plus favorables à la ponte des femelles que les ions ammonium (Gubler 1971). D'ailleurs la réduction de la ponte observée dans les teneurs plus élevées en NPK par rapport à une plus faible concentration proposée pourrait être due aux trop fortes teneurs en ions ammonium mais cette hypothèse reste à confirmer. Le potassium ne semble pas limiter la préférence de ponte des femelles car dans notre étude de terrain, les larves sont retrouvées dans des gîtes avec des concentrations en potassium de l'ordre de 100 mg/L, très supérieures aux concentrations testées au laboratoire. Nous n'avons par contre que peu d'éléments sur les ions phosphore car les eaux des gîtes analysées sur le terrain contiennent peu de phosphore. Nous ne sommes donc pas en mesure de connaître la réponse de cette espèce à des fortes teneurs en phosphore.

Ae. albopictus comme beaucoup de travaux le montrent déjà sur les espèces de Culicidae pond significativement plus dans des gîtes contenant une infusion de plantes que dans des gîtes ne contenant que de l'eau (Gubler 1971, Holck and Meek 1988, Thavara et al. 1989, Allan and Kline

1995, Dieng et al. 2003, Trexler et al. 2003). Une telle préférence a également été démontrée pour *Ae. aegypti* (Reiter et al. 1995, Santana et al. 2006, Ponnusamy et al. 2007). Dans notre étude nous avons aussi mis en évidence que l'attractivité des femelles dépendait fortement du type d'infusion proposée. En effet la présence de faux poivrier ne stimule pas la ponte des femelles au contraire elles pondent significativement plus dans l'eau que dans les infusions préparées à partir de cette plante qui sécrète de la térébenthine et est très abondante dans les ravines de l'île de la Réunion. La présence de feuilles et de fruits dans les gîtes larvaires créent un film huileux à la surface de l'eau pouvant limiter la respiration des larves et induire leur mortalité. Les femelles d'*Ae. albopictus* sont capables de détecter les signaux émis par cette plante qui ne favoriseraient pas le développement des stades immatures et éviteraient d'y pondre. En Argentine, des extraits de feuilles et de fruits de *Melia azedarach* (Lilas de Perse), espèce connue comme larvicide pour *Ae. aegypti* sont répulsifs pour les femelles gravides qui préfèrent pondre dans l'eau pure (Coria et al. 2008). En revanche, les infusions de bambous, diluées ou non, favorisent la ponte des femelles. Dans la plupart des cas, l'attractivité des infusions de feuilles résulte de la libération de métabolites issus de la dégradation biologique de cette matière organique par les bactéries présentes dans le milieu (Clements 1999, Navarro-Silva et al. 2009). Cinq composés majeurs ont par exemple été isolés dans les infusions de foin : le 3-méthylindole, le 4-méthylphénol, le 4-éthylphénol, le phénol et l'indol (Millar et al. 1992). De fortes concentrations de ces différents composés ont un effet répulsif sur les femelles d'*Ae. albopictus* et d'*Ae. aegypti* ce qui pourrait expliquer qu'en fonction des dilutions des infusions, on observe pas la même attractivité pour les femelles (Allan and Kline 1995, Trexler 2003). Toutefois, à des concentrations plus faibles, les femelles d'*Ae. albopictus* sont surtout attirées par le 3-méthylindole et un peu moins par 4-méthylphénol alors que les femelles d'*Ae. aegypti* pondent davantage dans des solutions contenant du phénol et du 4-méthylphénol avec toutefois des préférences moins marquées que chez *Ae. albopictus* (Allan and Kline 1995). D'autres études ont plutôt porté sur l'attractivité des bactéries présentes dans le milieu et isolées à partir des infusions (Ikeshoji 1975, Hazard 1967, Ponnusamy et al. 2008). A cet égard, les femelles d'*Ae. albopictus* et celles d'*Ae. aegypti* répondraient différemment à la présence des bactéries présentes dans le milieu (Pavlovich and Rockett 2000). Celles d'*Ae. aegypti* seraient stimulées par la présence de bactéries Gram négatives de la famille des Enterobacteriaceae, communes dans la nature (Vythilingam et al. 1999) alors que celles d'*Ae. albopictus* ne démontrent pas de réponse spécifique à la présence de ces bactéries (Trexler 2003). D'autres méthodes que la comparaison du nombre d'œufs pondus (telles que des études d'olfactométrie et d'électro-antennographie) ont montré que les femelles d'*Ae. albopictus* étaient effectivement capables de détecter des composés volatils produits par des bactéries (Allan et Kline 1995, Trexler 2003). Il est possible que les stimuli émis

par les gîtes contenant des infusions traduisent la présence de ressources favorables aux stades immatures qui pourraient s'y développer. Toutefois, nous avons mis en évidence que les femelles évitent les gîtes avec des fortes teneurs en protéines lorsqu'elles sont proposées sous forme de levure même si celles-ci sont utilisées avec succès pour la nutrition des larves en laboratoire. De manière intuitive, ce résultat est assez surprenant car on s'attendrait plutôt à ce que la femelle pondre préférentiellement dans un gîte assurant une meilleure survie à ses larves. Toutefois, la présence de fortes teneurs en protéines peut limiter la concentration en oxygène de l'eau et créer un film à la surface de l'eau empêchant les femelles de percevoir d'autres signaux plus attractifs (Hoekman et al 2007).

Les femelles d'*Ae. albopictus* pondent 80% de leurs œufs dans des pondoires où il y a déjà eu développement larvaire. Des analyses physicochimiques des eaux de gîtes ayant déjà abrité plusieurs générations de larves d'*Ae. aegypti* ont révélé des différences par rapport aux eaux des gîtes témoins, telles qu'une teneur plus importante en azote ammoniacal (NH_4^+), en azote nitreux (NO_2^-) et en azote nitrique (NO_3^-) (Darriet et Corbel 2008). Les auteurs suggèrent que, dans les gîtes positifs, les larves de moustiques ingèrent la matière organique ce qui fait diminuer la turbidité des eaux et permet à l'azote organique de s'acheminer vers la voie de la minéralisation ($\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$) via l'activité des bactéries nitrifiantes. La chitine aussi, en s'accumulant au fond des gîtes « positifs » et en se dégradant progressivement, augmenterait les teneurs en carbone organique et en ions ammonium, renforçant d'autant plus le processus de nitrification (Darriet et Corbel 2008). Ces modifications du milieu seraient perçues par les femelles d'*Ae. aegypti* et pourraient influencer leur réponse vis-à-vis de ces gîtes. Toutefois, la plupart des études essayant d'analyser l'attractivité des eaux de développement pour les femelles gravides ont surtout porté sur les phéromones. Ces études, qui concernent surtout *Ae. aegypti*, montrent que la présence de certaines phéromones libérées dans l'eau de développement par les stades immatures attire significativement les femelles (Navarro et al 2009). Les femelles de cette espèce pondent significativement plus en présence d'acide dodecanoïque et d'acide (Z)-9-hexadécanoïque, molécules isolées à partir des œufs (Ganesan et al. 2006). L'électro-antennographie montre également une activité accrue des récepteurs olfactifs vis-à-vis de ces molécules et d'autres molécules provenant de la cuticule des larves (Seenivasagan et al. 2009). Les réponses d'*Ae. aegypti* et *Ae. albopictus* vis-à-vis des stades immatures présents dans l'eau varient. *Ae. albopictus* apparaît surtout sensible à la présence des larves et *Ae. aegypti* à celle des œufs (Allan and Kline 1998, Chadee 2009).

Nous avons mis en évidence que les femelles d'*Ae. albopictus* sont également capables de discriminer les larves conspécifiques des larves hétérospécifiques et pondaient significativement

plus dans les gîtes avec présence de conspécifiques. En Floride, *Ae. albopictus* pondrait indifféremment dans des eaux où il y a eu développement de larves d'*Ae. aegypti* ou d'*Ae. albopictus* (Allan and Kline 1998). A l'inverse les femelles d'*Ae. aegypti* pondraient plus dans des gîtes où il y a eu présence de larves d'*Ae. albopictus* que de larves de sa propre espèce (Allan and Kline 1998). Il pourrait s'agir d'un mécanisme d'évitement de la compétition intraspécifique. Les femelles d'*Ae. aegypti* sont également sensibles à la densité de conspécifiques présente dans le milieu, et pondent significativement plus dans les gîtes présentant une densité intermédiaire (Craig et al. 2008). La présence de larves en bonne santé rend également le site de ponte plus attractif pour les femelles en comparaison de la présence de larves affamées ou infectées par des symbiotes (Bentley and Day 1989). L'attraction des femelles envers les conspécifiques est importante dans les patrons de distribution des animaux à des échelles variables (Cornulier 2005). La sélection de l'habitat doit se baser sur des critères fiables pour estimer la qualité de celui-ci. L'information sur la qualité d'un habitat n'est pas toujours facile à obtenir pour un individu en prospection, cette qualité étant variable dans le temps. La présence de conspécifiques fournirait à cet égard un bon indicateur de la qualité d'un site (Cornulier 2005). L'attraction envers les conspécifiques pourrait déterminer pour une grande part la dispersion liée au comportement de pontes chez ces *Aedes*. Les femelles après avoir repéré les gîtes par des stimuli visuels choisiraient le site d'oviposition en se basant principalement sur l'adéquation du gîte pour le développement de ses stades immatures.

Les résultats obtenus sur la ponte des femelles d'*Ae. albopictus*, bien qu'encore partiels, montrent tout d'abord qu'une femelle isolée pond préférentiellement à la tombée de la nuit mais ce pic d'oviposition pourrait fluctuer en fonction du nombre de femelles présentes lié à l'interférence entre les adultes, comme cela a déjà été montré pour *Ae. aegypti* (Chadee 2007). Le résultat le plus intéressant que nous avons mis en évidence concerne le fractionnement des pontes issues d'un même cycle trophogonique. Le suivi individuel des femelles lors de l'étude sur le rythme circadien de ponte a montré que celles-ci étalaient leur ponte sur deux ou trois jours et ne pondaient pas tous leurs œufs au même moment. Les femelles fragmentent aussi leurs pontes dans l'espace, puisque, lorsque plusieurs gîtes sont proposés, elles les colonisent tous. Généralement les femelles qui ont fragmenté sont aussi celles qui ont pondu la quasi-totalité des œufs synthétisés après le repas. Le fractionnement serait donc un comportement commun chez les femelles ayant pris un repas de sang complet et étant physiologiquement apte à pondre. Ce phénomène de fractionnement qui a été démontré chez *Ae. aegypti* (Reiter et al. 1995, Colton et al. 2003), reste mal connu chez *Ae. albopictus*. Il fait partie des traits de vie permettant de comprendre les stratégies d'une population pour survivre et se développer dans son environnement naturel. En effet, une plus grande dispersion des œufs permet de coloniser davantage d'espaces, tout en garantissant aux larves de meilleures

conditions de développement par la limitation de la compétition intra-spécifique. Toutefois, comme chez la plupart des insectes, il existe un coût lié à la ponte en terme de longévité pour la femelle. Par ailleurs, sur le terrain, les chances de survie des femelles diminuent à chaque déplacement. Mais il doit potentiellement exister un équilibre entre ce coût et les avantages de la dispersion des pontes qui permettrait d'optimiser la survie de la descendance. Il semble donc que la femelle d'*Ae. albopictus* adopte ce type de comportement mais il conviendrait de vérifier si en conditions naturelles cette espèce a aussi tendance à disséminer ses pontes, malgré le risque accru pour les femelles. Quoiqu'il en soit, la mise en évidence de ce comportement en laboratoire renforce l'hypothèse de bonnes capacités colonisatrices chez cette espèce.

En conclusion nous avons pu mettre en évidence que la femelle d'*Ae. albopictus* est réceptive à de nombreux signaux visuels, olfactifs et chimiques qui sont révélateurs de l'état des gîtes présents. Les femelles choisiraient les gîtes situés à l'ombre, de plus grande profondeur, avec beaucoup de ressources disponibles (forte turbidité) présentes principalement sous forme d'infusions de feuilles, et ayant déjà servi au développement des stades immatures. Ce comportement fin de détection des variations des gîtes pourrait être utilisé pour élaborer des gîtes artificiels, attractifs spécifiquement pour les femelles de cette espèce, afin d'améliorer la surveillance et la gestion de ces populations. Il conviendrait aussi de réaliser des expériences similaires sur les populations d'*Ae. aegypti* de la Réunion afin de voir si des différences de réceptivité vis-à-vis des signaux émis par les gîtes pourraient conduire à une différenciation de la niche écologique d'*Ae. albopictus* et d'*Ae. aegypti* dans l'île et de mieux expliquer les patterns observés sur le terrain.

Références bibliographiques

- Allan, S. A. and D. L. Kline. 1995. Evaluation of organic infusions and synthetic compounds mediating oviposition in *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *Journal of Chemical Ecology* **21**:1847-1860.
- Allan, S. A. and D. L. Kline. 1998. Larval rearing water and preexisting eggs influence oviposition by *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus* (Diptera : Culicidae). *Journal of Medical Entomology* **35**:943-947.
- Bentley, M. D. and J. F. Day. 1989. Chemical ecology and behavioral aspects of mosquito oviposition. *Annual Review of Entomology* **34**:401-421.

- Blaustein, L. and J. M. Chase. 2007. Interactions between mosquito larvae and species that share the same trophic level. *Annual Review of Entomology* **52**:489-507.
- Burkett, D. A. and J. F. Butler. 2005. Laboratory evaluation of colored light as an attractant for female *Aedes aegypti*, *Aedes albopictus* and *Anopheles quadrimaculatus* and *Culex nigripalpus*. *Florida Entomologist* **88**:383-389.
- Chadee, D. D. 2007. The diel oviposition periodicity of *Aedes aegypti* (L.) (Diptera : Culicidae) in the laboratory: Density disturbance. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* **101**:353-358.
- Chadee, D. D. 2009. Oviposition strategies adopted by gravid *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) as detected by ovitraps in Trinidad, West Indies (2002-2006). *Acta Trop* **111**:279-283.
- Chadee, D. D. and P. S. Corbet. 1990. A night time role of the oviposition site of the mosquito, *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae). *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* **84**:429-433.
- Clements, A. N. 1999. The biology of mosquitoes, volume 2: Sensory reception and behaviour. CABI Publishing.
- Colton, Y. M., D. D. Chadee, and D. W. Severson. 2003. Natural skip oviposition of the mosquito *Aedes aegypti* indicated by codominant genetic markers. *Med Vet Entomol* **17**:195-204.
- Corbet, P. S. and D. D. Chadee. 1993. An improved method for detecting substrate preferences shown by mosquitoes that exhibit 'skip oviposition'. *Physiological Entomology* **18**:114-118.
- Coria, C., W. Almiron, G. Valladares, C. Carpinella, F. Luduena, M. Defago, and S. Palacios. 2008. Larvicide and oviposition deterrent effects of fruit and leaf extracts from *Melia azedarach* L. on *Aedes aegypti* (L.) (Diptera : Culicidae). *Bioresource Technology* **99**:3066-3070.
- Cornulier, T. 2005. Composante de la distribution spatiale d'un prédateur: effets respectifs de l'habitat, des ressources alimentaires et des interactions somportementales. Analyse de processus ponctuels non homogènes. Thèse de Doctorat. Université Claude Bernard-Lyon 1, Lyon.
- Craig, R. W., J. L. Katherine, J. W. Natasha, and R. S. Veronica. 2008. The Allee effect in site choice behaviour of egg-laying dengue vector mosquitoes. *Trop Biomed* **25**:140-144.
- Darriet, F. and V. Corbel. 2008. *Aedes aegypti* oviposition in response to NPK fertilizers. *Parasite-Journal De La Societe Francaise De Parasitologie* **15**:89-92.
- Delatte, H., J.-S. Dehecq, J. Thiria, C. Domerg, C. Paupy, and D. Fontenille. 2008. Geographic distribution and developmental sites of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) during a Chikungunya epidemic event Vector-Borne and Zoonosis Diseases **8**:25-34.
- Dieng, H., M. Boots, T., N. Tuno, Y. Tsuda, and M. Takagi. 2003. A laboratory oviposition study in *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) with reference to habitat size, leaf litter and habitat size-leaf litter interactions *Medical Entomology and Zoology* **54**:43-50.
- Ganesan, K., M. J. Mendki, M. V. S. Suryanarayana, S. Prakash, and R. C. Malhotra. 2006. Studies of *Aedes aegypti* (Diptera : Culicidae) ovipositional responses to newly identified semiochemicals from conspecific eggs. *Australian Journal of Entomology* **45**:75-80.

- Gubler, D. J. 1971. Studies on Comparative Oviposition Behavior of *Aedes* (*Stegomyia*) *Albopictus* and *Aedes*-(*Stegomyia*)-*Polynesiensis* Marks. *Journal of Medical Entomology* **8**:675-&.
- Harrington, L. C. and J. D. Edman. 2001. Indirect evidence against delayed "skip-oviposition" behavior by *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in Thailand. *J Med Entomol* **38**:641-645.
- Harrington, L. C., A. Ponlawat, J. D. Edman, T. W. Scott, and F. Vermeulen. 2008. Influence of container size, location, and time of day on oviposition patterns of the dengue vector, *Aedes aegypti*, in Thailand. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* **8**:415-423.
- Hoekman, D., C. Terhorst, A. Bauer, S. Braun, P. Gignac, R. Hopkins, S. Joshi, K. Laskis, N. Sanscrainte, J. Travis, and T. E. Miller. 2007. Oviposition decreased in response to enriched water: a field study of the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. *Ecological Entomology* **32**:92-96.
- Holck, A. R. and C. L. H. Meek, J. C. 1988. Attractant enhanced ovitraps for the surveillance of container breeding mosquitoes. *Journal of The American Mosquito Control Association* **4**:97-98.
- Jueco, N. L. and B. D. Cabrera. 1976. Ecology and Biology of *Aedes aegypti*, *Aedes albopictus*, and *Culex fatigans* - Breeding Distance and Oviposition Preferences. *Kalikasan, the Philippine Journal of Biology* **5**:301-308.
- Lord, C. C. 1998. Density dependence in larval *Aedes albopictus*. *Journal of Medical Entomology* **35**:825-829.
- Marques, C. C. A. and C. Miranda. 1992. Influence of larval, pupal and eggs extracts on the oviposition behaviour of *Aedes* (*S*) *albopictus* (Skuse). *Revista de Saude Publica* **26**:269-271.
- Millar, J. G., J. D. Chaney, and M. S. Mulla. 1992. Identification of Oviposition Attractants for *Culex Quinquefasciatus* from Fermented Bermuda Grass Infusions. *Journal of The American Mosquito Control Association* **8**:11-17.
- Mogi, M., C. Khamboonruang, W. Choochote, and P. Suwanpanit. 1988. Ovitrap surveys of dengue vector mosquitoes in Chiang Mai, northern Thailand: seasonal shifts in relative abundance of *Aedes albopictus* and *Ae. aegypti*. *Med Vet Entomol* **2**:319-324.
- Mogi, M. and J. Mokry. 1980. Distribution of *Wyeomyia smithii* (Diptera: Culicidae) eggs in pitcher plants in Newfoundland. *Canada Trop. Med.* **22**:1-12.
- Navarro-Silva, M. A., F. A. Marques, and J. E. Duque. 2009. Review of semiochemicals that mediate the oviposition of mosquitoes: a possible sustainable tool for the control and monitoring of Culicidae. *Revista Brasileira De Entomologia* **53**:1-6.
- Pavlovich, S. and C. L. Rockett. 2000. Color bacteria and mosquito eggs as ovipositional attractants for *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *Great Lakes Entomologist* **33**:141-153.
- Ponnusamy, L., C. Schal, and C. Apperson. 2007. Laboratory oviposition responses of *Aedes aegypti* to volatiles from plant infusions and cultured bacterial isolates from plant infusions. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **77**:169-169.

- Ponnusamy, L., N. Xu, S. Nojima, D. M. Wesson, C. Schal, and C. S. Apperson. 2008. Identification of bacteria and bacteria-associated chemical cues that mediate oviposition site preferences by *Aedes aegypti*. *Proc Natl Acad Sci U S A* **105**:9262-9267.
- Reeves, W. K. 2004. Oviposition by *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in relation to conspecific larvae infected with internal symbiotes. *Journal of Vector Ecology* **29**:159-163.
- Reiter, P., M. A. Amador, R. A. Anderson, and G. G. Clark. 1995. Dispersal of *Aedes-Aegypti* in an Urban Area after Blood-Feeding as Demonstrated by Rubidium-Marked Eggs. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **52**:177-179.
- Santana, A. L., R. A. Roque, and A. E. Eiras. 2006. Characteristics of grass infusions as oviposition attractants to *Aedes* (Stegomyia) (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* **43**:214-220.
- Seenivasagan, T., K. R. Sharma, K. Sekhar, K. Ganesan, S. Prakash, and R. Vijayaraghavan. 2009. Electroantennogram, flight orientation, and oviposition responses of *Aedes aegypti* to the oviposition pheromone n-heneicosane. *Parasitology Research* **104**:827-833.
- Sharma, K. R., T. Seenivasagan, A. N. Rao, K. Ganesan, O. P. Agarwal, R. C. Malhotra, and S. Prakash. 2008. Oviposition responses of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* to certain fatty acid esters. *Parasitology Research* **103**:1065-1073.
- Thavara, U., M. Takagi, Y. Tsuda, and Y. Wada. 1989. Preliminary Field Experiments on the Oviposition of *Aedes albopictus* in Water with Different Qualities. *Tropical Medicine* **31**:167-169.
- Trexler, J. D., C. S. Apperson, C. Gemenio, M. J. Perich, D. Carlson, and C. Schal. 2003. Field and laboratory evaluations of potential oviposition attractants for *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *J Am Mosq Control Assoc* **19**:228-234.
- Trexler, J. D., C. S. Apperson, and C. Schal. 1998. Laboratory and field evaluations of Oviposition responses of *Aedes albopictus* and *Aedes triseriatus* (Diptera : Culicidae) to oak leaf infusions. *Journal of Medical Entomology* **35**:967-976.
- Trexler, J. D., C. S. Apperson, and C. S. Schal. 1997. Diel oviposition patterns of *Aedes albopictus* (Skuse) and *Aedes triseriatus* (Say) in the laboratory and the field. *Journal of Vector Ecology* **22**:64-70.
- Vythilingam, I., S. Novi, and P. Seleena. 1999. Oviposition response of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in different types of water. *Trop. Biomed.* **16**:23-28.
- Yap, H. H., C. Y. Lee, N. L. Chong, A. E. S. Foo, and M. P. Lim. 1995. Oviposition site preference of *Aedes albopictus* in the laboratory. *Journal of The American Mosquito Control Association* **11**:128-132.

Discussion générale

I. Historique de l'invasion d'*Ae. albopictus*

Comme nous l'avons vu, au cours des trente dernières années, *Ae. albopictus* a envahi la plupart des continents (Hawley 1988, Benedict et al. 2007) avec des impacts variables sur les populations résidentes (Lounibos 2002). L'invasion observée à Mayotte fait partie de cette vague récente. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour exprimer cette vague d'invasion récente. (1) Elle résulterait de l'émergence d'une souche présentant des caractéristiques plus invasives que celle qui vit dans la région d'origine, à l'image du modèle d'expansion d'*Ae. aegypti*. En effet une souche de cette espèce aux caractéristiques plus anthropophiles a émergé de son aire d'origine en Afrique et a ainsi pu envahir presque toute la zone inter-tropicale (Tabachnik 1991). (2) La capacité invasive d'*Ae. albopictus* reposerait surtout sur ses caractéristiques phénotypiques et ses stratégies de vie ; elle était probablement latente chez les populations natives et ne s'est révélée qu'après son introduction dans de nouvelles zones.

Une réponse pourrait être partiellement apportée pour la première hypothèse. On n'observe que très peu de diversité génétique entre les populations d'*Ae. albopictus* présentes dans les zones natives et dans les pays envahis, comme c'est le cas pour les îles de la zone du SOOI (Birungi and Munstermann 2002, Mousson et al. 2005). D'un point de vue génétique, rien ne permet donc de différencier les populations en expansion des populations natives. Toutefois ce résultat peut être lié aux marqueurs moléculaires utilisés (marqueurs mitochondriaux), qui ne permettent peut être pas d'appréhender des différences fines au niveau populationnel. Dans l'état actuel des connaissances, nous considérerons que les souches présentes dans différentes régions du monde sont globalement les mêmes. Un autre argument basé sur le succès invasif de l'espèce dans les régions envahies depuis le début du siècle confirme la capacité invasive de cette espèce depuis de nombreuses années. Ainsi, les introductions d'*Ae. albopictus* datant du début du 20^{ème} siècle, à l'île de la Réunion, à l'île Maurice, à Madagascar, aux Seychelles ou dans certaines îles du Pacifique (Hawaï, Guam) (Chan 1971) font partie des premières descriptions de cette espèce hors de son aire d'origine (Hawley 1988). Ces îles sont relativement proches du continent asiatique et les échanges avec ce continent y sont beaucoup plus anciens que dans d'autres régions du monde. Toutefois, même si l'introduction est ancienne, les impacts écologiques liés à l'expansion de l'espèce sont similaires à ceux observés actuellement dans d'autres régions. En effet, à l'île Maurice, à la Réunion, aux Seychelles, à Hawaï et à Guam, *Ae. albopictus* est devenue l'espèce majoritaire malgré la présence

d'autres espèces résidentes. A Madagascar, *Ae. albopictus* semble toujours en expansion car il est maintenant présent sur la côte Est (Delatte et al. 2008b) où il était encore absent en 1989 (Fontenille and Rodhain 1989). Les processus dynamiques existant à Madagascar sont probablement moins rapides que ceux existant sur des îles comme la Réunion ou Maurice du fait de la superficie de cette île et des différents écosystèmes qui y existent. Ainsi, les populations d'*Ae. albopictus* du début du siècle possédaient déjà une bonne capacité invasive comme en témoigne leur rapide expansion dans les premières îles envahies. L'expansion de l'espèce ne serait donc pas liée à des changements récents dans les populations natives d'*Ae. albopictus* mais plutôt à une augmentation de sa probabilité d'introduction dans différents territoires.

II. Capacité invasive d'*Ae. albopictus*

La capacité invasive d'*Ae. albopictus* repose sur une plasticité forte permettant une adaptation à diverses conditions abiotiques, ainsi que sur de bonnes aptitudes à la colonisation et à la compétition. Ces trois caractéristiques, que nous avons mises en évidence chez les populations réunionnaises, sont également observées dans d'autres régions.

II.1. Plasticité phénotypique

Nous avons montré une optimisation des traits r et K des populations réunionnaises d'*Ae. albopictus*, révélant à la fois des traits de colonisateur et des traits de compétiteur. Une telle optimisation ne constitue pas forcément un paradoxe. Même s'ils sont intrinsèques à l'espèce, les traits d'histoire de vie résultent d'une adaptation sur le long terme à des contraintes évolutives mais également à des réponses plus immédiates de l'organisme à l'environnement dans lequel il vit ou a vécu (Begon et al. 2006). Dans ce cas, c'est le même génotype qui peut s'exprimer de différentes manières en fonction de l'environnement; cette aptitude correspond à la plasticité phénotypique qui peut se manifester par des modifications dans les traits de vie, dans le comportement ou la physiologie (Agrawal 2001, Peacor et al. 2006). Cette plasticité phénotypique permettrait d'optimiser la fitness des espèces dans les environnements rencontrés et peut être impliquée dans les processus d'invasion (Hulme 2008). En effet Peacor et al (2006) ont développé un modèle pour identifier les facteurs influençant le succès d'une invasion biologique. Leur modèle inclut trois

éléments basiques, la compétition entre deux espèces, une variable « environnement » et un trait lié à la plasticité qui entraîne des changements adaptatifs en réponse aux perturbations de l'environnement (plasticité phénotypique). Les auteurs ont fait l'hypothèse que lorsque la plasticité augmente la fitness, elle devrait augmenter la capacité de l'espèce à envahir et à déplacer les espèces locales après son établissement. Cette fitness liée à la plasticité permettrait aussi de comprendre pourquoi certaines espèces sont capables d'envahir et d'autres non (Gross 2006). Grâce à leur modèle, les auteurs montrent qu'une espèce invasive douée de plasticité envahit plus rapidement des habitats où l'espèce résidente est non plastique par rapport à une espèce invasive non plastique qui envahirait un environnement avec une espèce résidente plastique (Peacor et al 2006). La plasticité de l'espèce résidente agirait comme une barrière à l'invasion même si l'espèce envahissante est elle-même douée de plasticité. Ces résultats suggèrent bien que la plasticité phénotypique peut affecter profondément les invasions biologiques. Dans l'absolu, il n'est pas évident de quantifier la plasticité phénotypique d'une espèce (Hulme 2008) mais on peut la comparer à celles de d'autres espèces pour comprendre le mécanisme d'invasion.

A La Réunion, nous avons montré que l'espèce invasive démontre une plus grande plasticité phénotypique qu'*Ae. aegypti* vis-à-vis des variations de températures. En effet, dans la gamme de température 15-35°C, la fitness de cette espèce est supérieure à celle d'*Ae. aegypti* à toutes les températures sauf à 25°C. *Aedes albopictus* semblerait donc plus apte que l'espèce résidente à se développer sous les microclimats variés de l'île et cette capacité a probablement joué un rôle dans son invasion. Cette meilleure tolérance aux températures extrêmes, et notamment au froid, est largement avérée au niveau mondial puisque *Ae. albopictus*, contrairement à *Ae. aegypti*, peut se développer dans des régions tropicales comme des régions tempérées, (Christopher 1960, Hawley 1988). Cette meilleure aptitude à résister au froid est liée à la capacité de ses œufs à entrer en diapause lorsque la photopériode diminue (Nawrocki and Hawley 1984, Hawley 1988, Lounibos 2002) du fait d'une forte efficacité de la lipogenèse (Briegel and Timmermann 2001). Toutefois, cette capacité d'entrée en diapause n'a été observée qu'en zones tempérées et non chez les populations tropicales (Lounibos 2002, Birungi et Timmermann 2002). Lounibos et al. (2003) montrent également que l'expansion d'*Ae. albopictus* en Floride en provenance de régions plus tempérées des Etats Unis a été associée avec une perte graduelle de la diapause de sorte que maintenant l'incidence de la diapause est positivement corrélée à la latitude dans le Sud des Etats Unis. Aucun déterminisme génétique n'a pu être mis en évidence dans ce phénomène de diapause. Ainsi sa plasticité phénotypique répondant aux variations climatiques serait un premier élément permettant d'expliquer la capacité invasive d'*Ae. albopictus*.

II.2. Espèce généraliste vs espèce plus spécialisée

Le comportement très opportuniste de l'espèce invasive par rapport à la population résidente d'*Ae. aegypti* à La Réunion serait une deuxième caractéristique liée à son succès invasif. En effet dans l'île, *Ae. albopictus* se développe dans une plus grande diversité d'environnements (divers types de gîtes, habitats, eaux de développement) qu'*Ae. aegypti*. A l'inverse, *Ae. aegypti* démontre une forte spécialisation de sa niche écologique qui limite sa distribution à des environnements bien spécifiques. Les populations d'*Ae. albopictus* démontrent aussi une plus grande plasticité écologique dans les régions envahies notamment par la diversité d'habitats colonisés par rapport aux populations vivant dans la zone d'origine. Dans la plupart des zones envahies, il colonise une grande variété de gîtes autant naturels qu'artificiels avec toutefois une prédominance des gîtes artificiels (Mori 1979, Hawley 1988, Simard et al. 2005, Delatte et al. 2008a, Bagny et al. 2009). A l'inverse en Asie du Sud Est, l'espèce est surtout présente dans des gîtes naturels comme les bambous ou les creux d'arbre (Hawley 1988). *Aedes albopictus* colonise aussi des habitats urbains à La Réunion, à Mayotte ou encore en Italie (Carrieri et al. 2003) ce qui diffère également de son comportement dans sa zone d'origine. Nous pourrions ainsi penser que dans les zones envahies, l'espèce ne trouvant pas forcément d'habitat adéquat, adopte un comportement plus opportuniste et généraliste. Une plus grande plasticité permet aussi d'éviter les interactions avec la communauté résidente (Agrawal 2001) et de favoriser le succès de l'invasion.

Un autre comportement généraliste d'*Ae. albopictus* pouvant aussi favoriser son installation dans plusieurs types d'habitats est la polyphagie (Hawley 1988, Delatte et al. 2009). Cette espèce est en effet capable de se nourrir sur une très large gamme d'animaux à sang froid ou à sang chaud, démontrant ainsi sa capacité à subsister en l'absence d'hôtes humains, ce qui explique sa présence dans des habitats aussi différents que des zones fortement anthropisées et des zones très rurales. A l'inverse la forme *Ae. aegypti aegypti* qui s'est répandue dans le monde est très inféodée à l'Homme et se développe plus difficilement en son absence (Tabachnik 1991). Un comportement spécialisé permet une parfaite adaptation à un habitat donné mais limite drastiquement l'expansion dans des habitats moins favorables.

La réceptivité des femelles d'*Ae. albopictus* à une variété de stimuli chimiques, visuels et olfactifs lors du comportement de pré oviposition pourrait être un atout supplémentaire dans la colonisation de gîtes variés, en facilitant la détection de ces gîtes. Le comportement opportuniste d'*Ae. albopictus* pourrait favoriser la dispersion des individus. Celle-ci constitue un paramètre clé dans

l'expansion d'une espèce invasive sur un nouveau territoire. Le fractionnement des pontes observé en laboratoire est aussi une stratégie de l'espèce favorisant la dispersion et une meilleure survie de la descendance (Reiter et al. 1995, Reiter 2007). La dispersion d'une espèce serait donc aussi dictée par la recherche de sites d'oviposition. à A Porto Rico, des études de lâcher recapture d'*Ae. aegypti* après marquage à la poudre fluorescente ont montré un taux de recapture des adultes significativement plus élevé dans des maisons avec des sites d'oviposition que dans des maisons sans sites (Edman et al. 1998). Nous n'avons pas fait d'expériences spécifiques sur le comportement de recherche de gîtes toutefois nos données de terrain nous permettent d'avancer l'hypothèse que les femelles d'*Ae. albopictus* sont capables d'effectuer des recherches « orientées ». En effet à Mayotte nous avons observé une prédominance d'*Ae. albopictus* en nombre et en fréquence pendant la saison sèche où les gîtes sont rares, avec une proportion relative par rapport à *Ae. aegypti* supérieure à 90%. Au cours de cette saison, l'indice maison des zones échantillonnées est voisin de 10%, soit une maison sur dix prospectées contenant des gîtes avec des larves d'*Aedes*. Le fort effectif d'*Ae. albopictus* à cette période ne résulte pas d'une meilleure adaptation de l'espèce au climat plus sec mais plutôt d'une meilleure aptitude des femelles à repérer les gîtes disponibles afin de maintenir des effectifs larvaires et d'adultes suffisants pour limiter le déclin des populations à la fin de la saison sèche. Durant les phases de sécheresse, *Ae. aegypti* serait avantagé par rapport à *Ae. albopictus* du fait d'une meilleure résistance des œufs (en termes de survie) à la dessiccation (Mogi et al. 1996, Costanzo et al. 2005). *Aedes albopictus* doit au contraire coloniser les gîtes en eau pour optimiser sa survie, ce qui implique un comportement efficace de recherche des sites d'oviposition par les femelles.

A La Réunion, cette stratégie de type colonisateur est également soulignée par la plus forte fécondité d'*Ae. albopictus* par rapport à *Ae. aegypti*. Dans d'autres régions du monde, la différence entre les deux espèces n'est pas si marquée et leurs fécondités sont comparables dans les zones envahies ou d'origine (Christopher 1960, Hawley 1988). En effet la fécondité d'*Ae. albopictus* à La Réunion est similaire à celle observée chez des populations invasives du Brésil (Braks et al. 2006) ou des populations de la zone d'origine asiatique (Gubler and Bhattacharya 1971). Au contraire, la fécondité des populations d'*Ae. aegypti* de La Réunion est largement inférieure à celle observée dans d'autres zones (Cf. Chapitre II.1). Les caractéristiques de colonisateur d'*Ae. albopictus* lié à des traits de vie de type r trouvés chez les populations de La Réunion sont à considérer pour cet écosystème particulier et en comparaison avec celles d'*Ae. aegypti* dont les populations sont actuellement en déclin dans l'île. Il ne serait pas fondé de supposer que l'invasion mondiale d'*Ae.*

albopictus ne serait liée qu'à une stratégie de type plutôt colonisatrice, peu d'arguments allant dans ce sens.

II.3. Compétition

La capacité invasive d'*Ae. albopictus* reposerait aussi sur meilleure aptitude à la compétition notamment au stade larvaire par rapport aux espèces résidentes. La plupart des observations sont en effet en faveur d'une espèce très compétitive dont l'arrivée est capable de causer le déclin de populations résidentes notamment d'*Ae. aegypti* (Chan 1971, O'Meara et al. 1995, Juliano 1998, Braks et al. 2004). Diverses études ont montré que certaines espèces invasives ont une capacité supérieure à la compétition par rapport aux espèces indigènes (Juliano 1998, Holway 1999, Byers 2000, Duyck et al. 2004). En condition de ressources limitées, les populations d'*Ae. aegypti* de La Réunion tendent à décroître alors que ce phénomène n'est jamais observé chez celles d'*Ae. albopictus* ; cette espèce fait donc preuve d'une meilleure aptitude à la compétition. Toutefois, il est important de préciser que l'aptitude à la compétition ne serait pas une cause directe de l'expansion d'une espèce invasive dans un habitat mais plutôt un facteur expliquant le déclin en abondance ou en fréquence des populations résidentes moins compétitives. La compétition ne permet pas à elle seule d'expliquer l'expansion d'une espèce, qui peut être liée par exemple à de nouvelles opportunités de niches créées par les changements climatiques, l'urbanisation...

Ainsi pour pouvoir faire un lien entre compétition et invasion, il faut d'une part prouver que des interactions compétitives asymétriques existent entre les espèces résidentes et invasives partageant la même niche écologique, dont l'issue est en faveur des populations invasives. Il convient également de mettre en évidence le déclin des populations résidentes qui en résulte. Ainsi dans notre étude sur les populations de La Réunion, nous avons pu démontrer d'une part l'existence d'interactions compétitives asymétriques au stade larvaire pour la ressource entre *Ae. aegypti* et *Ae. albopictus* et nous avons par ailleurs montré que les populations d'*Ae. aegypti* sont en déclin depuis plus de cinquante ans (Bagny et al sous presse). Nous pouvons donc supposer qu'à La Réunion, les populations d'*Ae. aegypti* ont diminué en partie du fait de leur interaction avec celles d'*Ae. albopictus*. Du fait de sa forte aptitude à la compétition, *Ae. albopictus* serait favorisé dans des habitats déjà occupés. Une telle succession d'invasions impliquant le succès des espèces plus compétitrices a déjà été montrée chez des mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) (Duyck et al. 2007). Toutefois dans notre étude, la forte aptitude à la compétition n'est pas bien corrélée à des traits de vie plus K étant donné que notre espèce optimise tous ces « traits de vie » à l'exception de

la taille de ses œufs. En se basant sur cette hypothèse, nous pouvons supposer que seule l'introduction d'une espèce encore plus compétitive pourrait causer le déclin des populations d'*Ae. albopictus*. Il n'a toutefois encore jamais été observé de déclin des populations d'*Ae. albopictus* après l'arrivée d'une autre espèce ni dans les régions envahies ni dans la région d'origine de l'espèce. Si un avantage compétitif d'*Ae. aegypti* a été signalé en Asie du Sud Est et en Inde, principalement dans les habitats urbains, aucune diminution des populations d'*Ae. albopictus* n'y a été induite (Gilotra et al. 1967). L'installation et l'expansion d'*Ae. aegypti* dans cette région du monde seraient liées à la création de nouvelles niches en zone urbaine, généralement défavorable à la présence d'*Ae. albopictus* (Chan 1971).

III. Réceptivité du milieu face à l'invasion

Comme nous l'avons expliqué en introduction, le succès d'une invasion repose sur la capacité invasive de l'espèce envahissante mais aussi sur la réceptivité du milieu envahi.

A Mayotte, après l'introduction d'*Ae. albopictus* probablement entre 1999 et 2001, l'espèce s'est établie dans les habitats urbains. Le succès de l'invasion de cette espèce pourrait être lié à la colonisation d'une niche non totalement saturée correspondant aux zones les plus densément peuplées. Malgré la présence d'*Ae. aegypti* en zones urbaines, rien ne prouve que cette espèce ait colonisé tous les gîtes de cet habitat. L'extension de ce nouvel habitat urbain a favorisé l'explosion du nombre des gîtes de stockage d'eau dans les zones d'ablution qui sont à ciel ouvert, très favorables au développement des larves d'*Ae. albopictus*. Ainsi le type d'urbanisation développé à Mayotte, favorisant des petites entités urbaines avec des lieux de vie à l'extérieur de la maison, correspond bien aux exigences écologiques de l'espèce invasive (Thavara et al. 2001, Tsuda et al. 2006).

Un autre facteur ayant probablement favorisé l'expansion de cette espèce à Mayotte est la faible diversité des Culicidae présents dans les habitats urbains. Dans les gîtes que nous avons prospectés nous avons surtout constaté la présence d'*Ae. albopictus*, d'*Ae. aegypti*, de *Culex* spp. lorsque les eaux étaient polluées et d'*Ertemapodites* spp. principalement dans les noix de coco sectionnées (Bagny et al 2009). Une faible diversité spécifique est un facteur favorisant de l'invasion de l'écosystème par une espèce exotique (Bulleri et al. 2008). En théorie, cela est dû au fait qu'une communauté résidente diversifiée utiliserait plus l'ensemble des ressources présentes qu'une communauté moins diverse, augmentant ainsi l'intensité de la compétition et rendant l'habitat plus

difficile à coloniser. Les hypothèses sous jacentes à ce type de modèles sont que la communauté est structurée par des interactions compétitives et que dans ce cas l'effet des espèces résidentes sur l'envahisseur est négatif (Bulleri, 2008). A La Réunion la faible diversité des Culicidae, avec seulement douze espèces recensées, a aussi pu créer un terrain favorable à l'expansion d'*Ae. albopictus*. La plupart des Culicidae présents ont un habitat bien spécifique : *Ae. dufouri* vit dans les eaux saumâtres, *Ae. fowleri* dans les creux de rocher, *Orthopodomyia arboriculis* dans les habitats forestiers... alors qu'*Ae. albopictus* est la seule espèce avec *Culex quinquefasciatus* à coloniser les habitats urbains. Toutefois, même si ces deux espèces sont parfois retrouvées au sein du même gîte, il existe des différences de niche écologique liées au fait que *Cx. quinquefasciatus* colonise principalement des eaux plus polluées en habitats urbains et ruraux. Cette faible diversité spécifique, ainsi que l'absence de prédateurs et de parasitoïdes efficaces ont été des facteurs de vulnérabilité de l'écosystème réunionnais face à l'invasion d'*Ae. albopictus*.

Ainsi, seule la présence d'*Ae. aegypti*, espèce colonisant la même niche écologique qu'*Ae. albopictus* aurait pu représenter un réel frein à l'installation de cette espèce. Toutefois, comme nous l'avons montré, sa faible aptitude à la compétition ne lui a pas permis de freiner cette invasion. Si nous nous intéressons aux traits de vie de cette espèce nous nous rendons compte qu'elle est très peu féconde et longévive quelle que soit la température. Cette espèce ne démontre pas les mêmes caractéristiques écologiques que les autres souches qui sévissent dans le monde à l'exception de la rapidité de son développement larvaire qui pourrait être liée à son adaptation à des habitats temporaires. *Aedes aegypti* montre peu d'aptitudes pour la colonisation comme pour la compétition. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce phénomène. Cette espèce pourrait souffrir de consanguinité et seules des études approfondies de génétique permettraient de l'attester; ou bien il s'agirait d'une population exophile particulière d'*Ae. aegypti aegypti* sélectionnée après l'utilisation massive du DDT à l'intérieur des maisons. La sélection de comportement exophile et zoophile a déjà été observé pour des espèces endophiles d'*An. sacharovi* à la suite de programmes d'utilisation massive de DDT (Pates and Curtis 2005). On peut supposer que nos populations exophiles d'*Ae. aegypti* ont réussi à subsister mais qu'elles sont mal adaptées aux conditions rencontrées. En outre, nous pouvons aussi émettre l'hypothèse que les populations d'*Ae. aegypti* exhibent de tels traits car elles seraient en voie d'extinction. Si les deux espèces continuent actuellement à coexister dans l'île, cette coexistence est elle stable et à quoi est elle due? La stabilité de cette coexistence ne sera avérée qu'avec le temps. Toutefois, elle semble favorisée par l'alternance de périodes de sécheresse et de pluie. Durant les périodes de sécheresse, les ravines de l'Ouest n'ont quasiment aucun gîte en eau, donc à la différence de Mayotte, les populations d'*Ae. albopictus* présentes ne peuvent maintenir de forts niveaux de populations larvaires. Les individus subsistent alors peut être au stade

œuf, mais comme décrit auparavant, les œufs d'*Ae. aegypti* ont une mortalité inférieure. Lors de la remise en eau des gîtes après les pluies, *Ae. aegypti* prédominerait donc pendant une certaine période avant d'être à nouveau supplanté par les populations d'*Ae. albopictus*. On peut supposer que dans les ravines de l'Est du fait de la régularité des pluies, cette espèce ne trouverait pas de période favorable assurant un avantage numérique de ses populations (Leisnham and Juliano 2009).

Si la coexistence des deux espèces s'avère stable entre, peut on imaginer une recolonisation des habitats réunionnais par *Ae. aegypti* si des programmes de contrôle des vecteurs diminuaient drastiquement les populations d'*Ae. albopictus* ? Dans l'état actuel des choses, les populations locales d'*Ae. aegypti* mal adaptées aux contraintes climatiques et paysagères n'auraient pas les traits de vie permettant une telle recolonisation. Toutefois, l'introduction de populations extérieures pourrait changer la donne ainsi que des modifications importantes dans le climat comme la diminution des pluies en faveur de saison de plus en sèche qui pourraient dans une certaine mesure favoriser l'expansion d'*Ae. aegypti*. De plus, nous ne pouvons pas exclure l'arrivée d'autres espèces invasives de moustiques qui seraient plus compétitives qu'*Ae. albopictus* et à même de réduire les populations locales. Aux USA l'introduction d'*Ae. japonicus* depuis 1998 soulève des questions de remplacement de populations et de succession dans les invasions ; des analyses comparatives entre les performances de ces espèces démontrent toutefois pour l'instant une meilleure capacité à la compétition d'*Ae. albopictus* (Armistead et al. 2008).

Dans le cas de Mayotte, nous pouvons aussi nous poser la question du devenir des populations d'*Aedes*. Comme à la Réunion, *Ae. albopictus* va-t-il supplanter *Ae. aegypti* dans tous les habitats ? Notre avis est que les populations d'*Ae. aegypti* appartenant à la forme forestière, trouveront une niche favorable dans les zones les plus rurales. La situation est donc différente de celle de La Réunion où l'on peut penser qu'*Ae. aegypti* a été « contraint » de coloniser les habitats ruraux.

IV. Conclusion

Au cours de cette thèse nous avons montré qu'*Ae. albopictus* possède toutes les caractéristiques requises pour franchir les stades d'installation et d'expansion consécutivement à son introduction et son impact sur les écosystèmes étudiés est aussi très conséquent. L'invasion de cette espèce dans les îles de la Réunion et Mayotte est un succès. Dans ce travail, nous avons caractérisé l'invasion biologique d'*Ae. albopictus* en étudiant principalement les mécanismes pouvant être

impliqués dans la dynamique des populations de l'espèce invasive par rapport à *Ae. aegypti* dans les îles de La Réunion et de Mayotte. Nous avons pu mettre en évidence que le succès de l'invasion est multifactoriel et repose à la fois sur les stratégies de vie, les préférences écologiques, la plasticité, et le comportement de l'espèce invasive mais aussi sur la réceptivité du milieu envahi. Nous nous sommes surtout intéressés aux stades larvaires sur le terrain car les mécanismes de production de larves dans les habitats aquatiques sont importants pour comprendre les processus affectant les populations d'adultes. Il serait toutefois souhaitable d'éclaircir les liens entre le comportement des adultes et la dynamique des populations pour mieux comprendre les relations évolutives parmi les traits d'histoire de vie (comme les préférences de l'adulte et la performance de la descendance...) et mieux prédire l'importance du comportement dans les phénomènes affectant les populations (Ellis 2008). D'une façon plus générale, des études de terrain complémentaires seraient à conduire à La Réunion sur le comportement des adultes (comportement alimentaire, d'accouplement de ponte,) afin de mieux appréhender les mécanismes du succès invasif d'*Ae. albopictus* ainsi que le devenir des populations d'*Ae. aegypti*. A Mayotte il conviendrait de s'intéresser aux facteurs intrinsèques des 2 espèces (stratégies de vie, comportement des adultes) afin de déterminer si l'expansion d'*Ae. albopictus* et le déplacement d'*Ae. aegypti* résultent finalement de différences de niches fondamentales ou si la compétition larvaire est impliquée. Cette île fournit un terrain d'étude idéal pour le suivi de l'expansion d'une espèce invasive peu de temps après son introduction.

V. Perspectives

Même si nous avons insisté sur les caractéristiques écologiques de l'invasion d'*Ae. albopictus* dans les îles de La Réunion et de Mayotte, nous n'oublions pas les implications épidémiologiques du problème. A Mayotte, il est clair que la présence d'*Ae. albopictus* dans les villes a joué un rôle prépondérant dans l'épidémie de Chikungunya observée ces dernières années dans l'île. L'expansion de cette espèce pourrait aussi favoriser l'émergence de nouvelles arboviroses du fait de sa forte compétence à transmettre plusieurs d'entre elles (Gratz 2004, Paupy et al. 2009). Nos études de dynamique des populations d'*Ae. albopictus* et d'*Ae. aegypti* à La Réunion et à Mayotte peuvent avoir des implications fortes pour les stratégies de lutte dans ces deux îles. Pour mettre en place des stratégies efficaces de contrôle de populations de vecteurs, il faut bien connaître la composition et la distribution des populations de moustiques (Kling et al. 2007). Prévoir pour mieux guérir est un enjeu majeur en santé publique. Ainsi, à partir des études

d'écologie du paysage que nous avons réalisées, nous souhaiterions développer à Mayotte un outil de surveillance de la présence et de l'abondance relative d'*Ae. albopictus* et d'*Ae. aegypti*. Cet outil de surveillance devrait également permettre la mise en place de cartes du risque de propagation d'arboviroses sur l'île. Cet outil pourrait aussi être appliqué aux autres Culicidae, notamment aux *Anophèles*, encore vecteurs de paludisme à Mayotte et qui constituent un problème majeur en santé publique. Les résultats préliminaires obtenus sur le comportement de pré oviposition des femelles nécessiteraient d'approfondir l'étude des phéromones impliqués afin de développer des gîtes attractifs permettant l'amélioration des méthodes de piégeage des populations d'*Ae. albopictus*.

Toutes les îles du Sud Ouest de l'Océan Indien, ne sont pas encore envahies par *Ae. albopictus*, et notamment les trois îles de l'Union des Comores. Cette absence est inattendue d'autant que ces îles ne sont qu'à moins de 100 km de Mayotte et que les échanges entre îles sont très fréquents. L'absence d'*Ae. albopictus* ne serait probablement pas liée à la capacité invasive de l'espèce mais peut-être à des caractéristiques particulières de ces milieux. L'une de ces caractéristiques pourrait être d'ordre anthropique. Ainsi, les études que nous avons réalisées à Mayotte couplées à des inventaires réguliers de la faune culicidienne et des études plus approfondies sur le rôle du comportement humain dans l'installation et l'expansion d'*Ae. albopictus* devraient permettre de prévoir plus ou moins finement les risques d'installation de cette espèce dans ces îles après son éventuelle introduction.

Bibliographie

Les références bibliographiques qui suivent correspondent à celles de l'introduction et de la discussion générale du manuscrit.

- Agrawal, A. A. 2001. Ecology - Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* **294**:321-326.
- Armistead, J. S., J. R. Arias, N. Nishimura, and L. P. Lounibos. 2008. Interspecific larval competition between *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* (Diptera: Culicidae) in northern Virginia. *J Med Entomol* **45**:629-637.
- Bagny, L., H. Delatte, N. Elissa, S. Quilici, and D. Fontenille. 2009a. *Aedes* (Diptera: Culicidae) vectors of arboviruses in Mayotte (Indian Ocean): distribution area and larval habitats. *J Med Entomol.* **46**:198-207.
- Bagny, L., M. Freulon, and H. Delatte. 2009b. First description of *Aedes albopictus*, vector of arboviruses in the Eparses Islands of the Mozambique Channel and an update of the inventory of culicidae. *Bulletin de la Pathologie Exotique* **102**:192-198.
- Bagny, L., H. Delatte, S. Quilici, and D. Fontenille. 2009c. Progressive decrease in *Aedes aegypti* distribution in Reunion Island since the 1900's. *Journal of Medical Entomology.* **46** : 1541-1545.
- Begon, M., C. R. Twonson, and J. L. Harper. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Page 752. Wiley-Blackwell.
- Benedict, M. Q., R. S. Levine, W. A. Hawley, and L. P. Lounibos. 2007. Spread of the Tiger: Global Risk of Invasion by the Mosquito *Aedes albopictus*. *Vector-borne and zoonosis diseases* **7**:76-85.
- Birungi, J. and L. E. Munstermann. 2002. Genetic structure of *Aedes albopictus* (Diptera : Culicidae) populations based on mitochondrial ND5 sequences: Evidence for an independent invasion into Brazil and United States. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **95**:125-132.
- Braks, M. A. H., N. A. Honorio, R. Lourenco-De-Oliveira, S. A. Juliano, and L. P. Lounibos. 2003. Convergent habitat segregation of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera : Culicidae) in southeastern Brazil and Florida. *Journal of Medical Entomology* **40**:785-794.
- Braks, M. A. H., N. A. Honorio, L. P. Lounibos, R. Lourenco-De-Oliveira, and S. A. Juliano. 2004. Interspecific competition between two invasive species of container mosquitoes, *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera : Culicidae), in Brazil. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **97**:130-139.

- Braks, M. A. H., S. A. Juliano, and L. P. Lounibos. 2006. Superior reproductive success on human blood without sugar is not limited to highly anthropophilic mosquito species. *Medical and Veterinary Entomology* **20**:53-59.
- Briegel, H. and S. E. Timmermann. 2001. *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae): physiological aspects of development and reproduction. *Journal of Medical Entomology* **38**:566-571.
- Brunhes, J. 1978. Faune entomologique de l'archipel des Comores. Page 246 Mémoires du Museum d'histoire naturelle, Paris.
- Bulleri, F., J. F. Bruno, and L. Benedetti-Cecchi. 2008. Beyond competition: Incorporating positive interactions between species to predict ecosystem invasibility. *Plos Biology* **6**:1136-1140.
- Byers, J. E. 2000. Competition between two estuarine snails: implications for invasions of exotic species. *Ecology* **81**:1225-1239.
- Carlton, J. T. 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biological Conservation* **78**:97-106.
- Carlton, J. T. and J. B. Geller. 1993. Ecological Roulette - the Global Transport of Nonindigenous Marine Organisms. *Science* **261**:78-82.
- Carrieri, M., M. Bacchi, R. Bellini, and S. Maini. 2003. On the competition occurring between *Aedes albopictus* and *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) in Italy. *Environmental Entomology* **32**:1313-1321.
- Chan, Y. C., K. L. Chan, and B. C. Ho. 1971. *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes albopictus* (Skuse) in Singapore-City.1. Distribution and Density. *Bull. World Health Organ.* **44**:617-627.
- Chan, K. L. 1971. *Aedes aegypti*(L) and *Aedes-Albopictus*(Skuse) in Singapore-City.4. Competition between Species. *Bulletin of the World Health Organization* **44**:643-649.
- Chretien, J. P., A. Anyamba, S. A. Bedno, R. F. Breiman, R. Sang, K. Sergon, A. M. Powers, C. O. Onyango, J. Small, C. J. Tucker, and K. J. Linthicum. 2007. Drought-associated chikungunya emergence along coastal East Africa. *Am J Trop Med Hyg* **76**:405-407.
- Christophers, S. R. 1960. *Aedes aegypti* (L.) the yellow fever mosquito: its life history, bionomics and structure. Cambridge University Press:750 pp.
- Clements, A. N. 1999. The biology of mosquitoes, volume 2: Sensory reception and behavior. CABI Publishing.
- Clements, A. N. 2000. The Biology of Mosquitoes. Volume 1. Development, Nutrition and Reproduction. Chapman and Hall edition, London.
- Coffinet, T., J. R. Mourou, B. Pradines, J. C. Toto, F. Jarjaval, R. Amalvict, M. Kombila, P. Carneval, and F. Page. 2007. First record of *Aedes albopictus* on Gabon. *Journal of the American Mosquito control Association* **23**:471-472.
- Connell, J. H. 1980. Diversity and the co evolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* **35**:131-138.
- Corbet, P. S. and D. D. Chadee. 1993. An Improved Method for Detecting Substrate Preferences Shown by Mosquitoes That Exhibit Skip Oviposition. *Physiological Entomology* **18**:114-118.

- Costanzo, K. S., B. Kesavaraju, and S. A. Juliano. 2005. Condition-specific competition in container mosquitoes: The role of noncompeting life-history stages. *Ecology* **86**:3289-3295.
- Coulanges, P., Y. Clerc, X. Jousset, and F. Rodhain. 1979. Dengue à la Réunion. Isolement d'une souche à l'Institut Pasteur de Madagascar. *Bulletin de la Pathologie Exotique* **72**:205-209.
- Cox, J., M. E. Grillet, O. M. Ramos, M. Amador, and R. Barrera. 2007. Habitat segregation of dengue vectors along an urban environmental gradient. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **76**:820-826.
- Crawley, M. J. 1986. The population biology of invaders. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London-B*:711-731.
- Debach, P. 1966. Competitive displacement and coexistence principles. *Annual Review of Entomology* **11**:183-212.
- Delatte, H., J.-S. Dehecq, J. Thiria, C. Domerg, C. Paupy, and D. Fontenille. 2008a. Geographic distribution and developmental sites of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) during a Chikungunya epidemic event *Vector-Borne and Zoonosis Diseases* **8**:25-34.
- Delatte, H., A. Desvar, A. Bouetard, G. Gimmonneau, G. Vourc'h, and D. Fontenille. 2009. Blood-feeding behavior of *Aedes albopictus*, vector of chikungunya on La Réunion. *Vector Borne Zoonotic Disease*.
- Delatte, H., C. Paupy, J.-S. Dehecq, J. Thiria, A. B. Failloux, and D. Fontenille. 2008b. *Aedes albopictus*, vecteur de Chikungunya et Dengue à La Réunion: biologie et contrôle. *Parasite* **15**:1-11.
- Denno, R. F., M. S. McClure, and J. R. Ott. 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects - competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology* **40**:297-331.
- Diallo, A., J. Thonnon, M. Traoré-Lamizana, and D. Fontenille. 1999. Vectors of Chikungunya virus in Senegal: Current data and transmission cycles. *American Journal of Tropical Medicine & Hygiene* **60**:281-286.
- Duyck, P. F., P. David, and S. Quilici. 2004. A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera : Tephritidae). *Ecological Entomology* **29**:511-520.
- Duyck, P. F., P. David, and S. Quilici. 2007. Can more K-selected species be better invaders? A case study of fruit flies in La Réunion. *Diversity and Distributions:OnlineEarly*, DOI: 10.1111/j.1472-4642.2007.00360.x.
- Edman, J. D., T. W. Scott, A. Costero, A. C. Morrison, L. C. Harrington, and G. G. Clark. 1998. *Aedes aegypti* (Diptera : Culicidae) movement influenced by availability of oviposition sites. *Journal of Medical Entomology* **35**:578-583.
- Ellis, A. M. 2008. Linking movement and oviposition behaviour to spatial population distribution in the tree hole mosquito *Ochlerotatus triseriatus*. *Journal of Animal Ecology* **77**:156-166.
- Edwards, F. W. 1920. Notes on the mosquitoes of Madagascar, Mauritius and Reunion. *Bulletin of Entomological Research* **11**:132-138.
- Failloux, A. B., M. Vazeille, and F. Rodhain. 2002. Geographic genetic variation in populations of the dengue virus vector *Aedes aegypti*. *J. Mol. Evol.* **55**:653-663.

- Fontenille, D. and F. Rodhain. 1989. Biology and Distribution of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* in Madagascar. *Journal of the American Mosquito control Association* **5**:219-225.
- Fontenille, D. and J. C. Toto. 2001. *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* (Skuse), a Potential New Dengue Vector in Southern Cameroon. *Emerging Infectious Diseases* **7**:1066-1067.
- Gilotra, S. K., L. E. Rozeboom, and Bhattach.Nc. 1967. Observations on Possible Competitive Displacement between Populations of *Aedes aegypti* Linnaeus and *Aedes albopictus* Skuse in Calcutta. *Bulletin of the World Health Organization* **37**:437-446.
- Girod, R. 2001. La lutte contre la réintroduction du paludisme à La Réunion. Etude entomo-épidémiologique des facteurs de risque de reprise de la transmission autochtone. Apport des systèmes d'information géographique. Thèse de Doctorat. Université de la Réunion, Saint-Denis.
- Girod, R. 2004. First record of *Aedes albopictus* in Mayotte Island, Comoros archipelago. *Parasite* **11**:74.
- Gratz, N. G. 1999. Emerging and resurging vector-borne diseases. *Annual Reviews of Entomology* **44**:51-75.
- Gratz, N. G. 2004. Critical review of the vector status of *Aedes albopictus*. *Medical and Veterinary Entomology* **18**:215-227.
- Gross, L. 2006. Scientific illiteracy and the partisan takeover of biology. *Plos Biology* **4**:680-683.
- Gubler, D. J. and N. C. Bhattacharya. 1971. Observations on the reproductive history of *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* in the laboratory. *Mosquito News* **31**:356-359.
- Haddad, N., R. E. Harbach, S. Chamat, and H. Bouharoun-Tayoun. 2007. Presence of *Aedes albopictus* in Lebanon and Syria. *Journal of the American Mosquito control Association* **23**:226-228.
- Halstead, S. B. 2007. Dengue Virus-Mosquito Interactions. *Annual Review of Entomology* **53**:15.11-15.19.
- Halstead, S. B. and E. J. O'Rourke. 1977. Dengue viruses and mononuclear phagocytes. I. Infection enhancement by non-neutralizing antibody. *J Exp Med* **146**:201-217.
- Hamon, J. 1953. Etudes biologique et systématique des Culicidae de l'Ile de La Réunion. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar* **4**:521-541.
- Hawley, A. H. 1988. The biology of *Aedes albopictus*. *Journal of the American Mosquito control Association* **4**:40 pp.
- Higgs, S. 2006. The 2005-2006 Chikungunya epidemic in the Indian Ocean. *Vector-Borne Zoonotic Dis.* **6**:115-116.
- Hopkins, G. H. E. 1952. Mosquitoes of the Ethiopian region. I. Larval bionomics of mosquitoes and taxonomy of culicinae larvae. *British Museum Natural History Second edition*:355 pp.
- Holway, D. A. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology* **80**:238-251.
- Huang, Y.-M. 1979. *Aedes* (Stegomyia) *simpsoni* Complex in the Ethiopian Region with Lectotype Designation for *simpsoni* (Theobald) (Diptera: Culicidae) ? *Mosquito systematics* **11**:221-233.
- Hulme, P. E. 2008. Phenotypic plasticity and plant invasions: is it all Jack? *Functional Ecology* **22**:3-7.
- Johnstone, I. M. 1986. Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. *Biological Reviews* **61**:369-394.

- Josseran, J.-L., J.-L. Solet, V. Pierre, A. Zeghnoun, N. Caillère, A. Le Tertre, A. Rodrigues, D. Illef, L. Filleul, P. Quenel, C. Paquet, A. Fouillet, and M. Ledrans. 2008. L'impact de l'épidémie de chikungunya sur la mortalité réunionnaise. *Revue d'Epidémiologie et de Santé Publique* **56**:279.
- Juliano, S. A. 1998. Species introduction and replacement among mosquitoes: interspecific resource competition or apparent competition? *Ecology* **79**:225-268.
- Juliano, S. A., L. P. Lounibos, and G. F. O'Meara. 2004. A field test for competitive effects of *Aedes albopictus* on *Ae. aegypti* in South Florida: differences between sites of coexistence and exclusion? *Oecologia* **139**:583-593.
- Julvez, J., C. Ragavoodoo, A. R. Gopaul, and J. Mouchet. 1998. Maladies humaines transmises par les culicidés dans les Îles du sud-ouest de l'Océan Indien. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* **91**:88-103.
- Jupp, P. G. and A. Kemp. 2002. Laboratory vector competence experiments with yellow fever virus and five South African mosquito species including *Aedes aegypti*. *Trans R Soc Trop Med Hyg* **96**:493-498.
- Kling, L. J., S. A. Juliano, and D. A. Yee. 2007. Larval mosquito communities in discarded vehicle tires in a forested and unforested site: detritus type, amount, and water nutrient differences. *Journal of Vector Ecology* **32**:207-217.
- Klobucar, A., E. Merdic, N. Benic, Z. Baklaic, and S. Krcmar. 2006. First record of *Aedes albopictus* in Croatia. *Journal of the American Mosquito control Association* **22**:147-148.
- Kolar, C. S. and D. M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* **16**:199-204.
- Levine, J. M., P. B. Adler, and S. G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* **7**:975-989.
- Leishnam, P. T. and S. A. Juliano. 2009. Spatial and temporal patterns of coexistence between competing *Aedes* mosquitoes in urban Florida. *Oecologia* **In press**.
- Lima-Camara, T. N., N. A. Honório, and R. Lourenço-de-Oliveira. 2006. Frequency and spatial distribution of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera, Culicidae) in Rio de Janeiro, Brazil. *Cad Saude Publica* **22**:2079-2084.
- Linthicum, K. J., V. L. Kramer, M. B. Madon, and K. Fujioka. 2003. Introduction and potential establishment of *Aedes albopictus* in California in 2001. *J. Am. Mosq. Control Assoc.* **19**:301-308.
- Lockwood, J. L. 1999. Using taxonomy to predict success among introduced avifauna: Relative importance of transport and establishment. *Conservation Biology* **13**:560-567.
- Lockwood, J. L., M. Hoopes, and M. Marchetti. 2008. *Invasion Ecology*. Wiley Blackwell.
- Lodge, D. M. 1993. Biological invasions - Lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **8**:133-137.
- Lounibos, L. P. 2002. Invasions by insect vectors of human disease. *Annual Review of Entomology* **47**:233-266.

- Lounibos, L. P., R. L. Escher, and R. Lourenco-de-Oliveira. 2003. Asymmetric evolution of photoperiodic diapause in temperate and tropical invasive populations of *Aedes albopictus* (Diptera : Culicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 96:512-518.
- Mac Arthur, R. H. and E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Mattingly, P. F. 1957. Genetical aspects of the *Aedes aegypti* problem. I. Taxonomy and bionomics *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* 51:392-408.
- McCarthy, D. D. and R. H. Brent. 1943. An account of an outbreak of Dengue fever in Dzaoudzi, Comoro Islands, January, 1943. *The East African Medical Journal* 20:293-298.
- McClelland, G., W. K. Hartberg, and C. M. Courtois. 1973. *Aedes-Mascarensis* Macgregor on Mauritius.1. Ecology in Relation to *Aedes-Albopictus* (Skuse) (Diptera-Culicidae). *Journal of Medical Entomology* 10:570-577.
- McClelland, G. A. H. 1968. Variation in scale pattern of the abdominal tergum of *Aedes aegypti* (L.) Worldwide Survey of Populations with Particular Reference to East Africa. World Health Organization, Geneva, Switzerland.
- McKinney, M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127:247-260.
- Meigen, J. W. 1818. *Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten*. Aachen, Germany 1.
- Metselaar, D., C. R. Grainger, K. C. Oei, D. G. Reynolds, and M. Pudney. 1980. An outbreak of type 2 Dengue Fever in the Seychelles probably transmitted by *Aedes albopictus* (Skuse). *Bulletin OMS* 58:937-943.
- Mitchell, C. J. 1991. Vector competence of North and South American strains of *Aedes albopictus* for certain arboviruses: a review. *Journal of the American Mosquito control Association* 7:446-451.
- Mitchell, C. J. 1995. Geographic spread of *Aedes albopictus* and potential for involvement in arbovirus cycles in the mediterranean basin. *Journal of Vector Ecology* 20.
- Mogi, M., I. Miyagi, K. Abadi, and Syafruddin. 1996. Inter- and intraspecific variation in resistance to desiccation by adult *Aedes* (Stegomyia) spp. (Diptera: Culicidae) from Indonesia. *J Med Entomol* 33:53-57.
- Mora, B. 1979. L'épidémie de dengue à l'île de La Réunion. Thèse de Doctorat. Université Bordeaux II, Bordeaux.
- Mori, A. 1979. Effects of larval density and nutrition on some attributes of immature and adult *Aedes albopictus*. *Tropical Medicine* 21 85-103.
- Mousson, L., C. Dauga, T. Garrigues, F. Schaffner, M. Vazeille, and A. B. Failloux. 2005. Phylogeography of *Aedes* (Stegomyia) *aegypti* (L.) and *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* (Skuse) (Diptera : Culicidae) based on mitochondrial DNA variations. *Genet. Res.* 86:1-11.

- Nawrocki, S. J. and A. H. Hawley. 1984. Estimation of the northern limits of distribution of *Aedes albopictus* in north America. *J Am Mosq Control Assoc* **3**:14-317.
- O'Meara, G. F., L. F. Evans, A. D. Gettman, and J. P. Cuda. 1995. Spread of *Aedes albopictus* and decline of *Ae. aegypti* (Diptera: Culicidae) in Florida. *Journal of Medical Entomology* **32**:554-562.
- Pates, H. and C. Curtis. 2005. Mosquito behavior and vector control. *Annual Review of Entomology* **50**:53-70.
- Paupy, C., H. Delatte, L. Bagny, V. Corbel, and D. Fontenille. 2009. *Aedes albopictus*, an arbovirus vector: From the darkness to the light. *Microbes and Infection* **In Press**.
- Peacor, S. D., S. Allesina, R. L. Riolo, and M. Pascual. 2006. Phenotypic plasticity opposes species invasions by altering fitness surface. *Plos Biology* **4**:2112-2120.
- Perrau, J., C. Catteau, A. Michault, A. Parain, F. Favier, and 2006. 300000 personnes avaient été atteintes par le chikungunya. *Économie de la Réunion*, 2006 **129**.
- Pialoux, G., B. Gaüzère, S. Jauréguiberry, and M. Strobel. 2007. Chikungunya, an epidemic arbovirolosis. *Lancet Infectious Disease* **7**:319-327.
- Pialoux, G., B. A. Gauzere, and M. Strobel. 2006. Chikungunya virus infection: review through an epidemic. *Med. Mal. Infect.* **36**:253-263.
- Pianka, E. R. 1970. On r- and k-selection. *American Naturalist* **104**:592-597.
- Pianka, E. R. 1976. Competition and niche theory. Pages 114-141 in R. M. May, editor. *Theoretical Ecology: Principles and Applications*.
- Pierre, V., J. Thiria, E. Rachou, D. Sissoko, C. Lassalle, and P. Renault. 2005. Épidémie de dengue-1 à la Réunion en 2004, Journées INVS
http://www.invs.sante.fr/publications/2005/jvs_2005/poster_13.pdf.
- Pimentel, D., L. Lach, R. Zuniga, and D. Morrison. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience* **50**:53-65.
- Ramalingam, S. 1974. A brief mosquito survey of Java. World Health Organization WHO/VBC/74.504 1-66.
- Raunet, M. 1992. Les facteurs de l'érosion des terres et l'envasement du lagon. Rapport de la direction de l'agriculture, Mayotte:68pp.
- Reaser, J. K., L. A. Meyerson, Q. Cronk, M. De Poorter, L. G. Eldrege, E. Green, M. Kairo, P. Latasi, R. N. Mack, J. Mauremootoo, D. O'Dowd, W. Orapa, S. Sastroutomo, A. Saunders, C. Shine, S. Thrainsson, and L. Vaiutu. 2007. Ecological and socioeconomic impacts of invasive alien species in island ecosystems. *Environmental Conservation* **34**:98-111.
- Reichard, S. H. and P. White. 2001. Horticulture as a pathway of invasive plant introductions in the United States. *Bioscience* **51**:103-113.
- Reiter, P. and D. Sprenger. 1987. The used tire trade: a mechanism for the worldwide dispersal and container breeding mosquitoes. *Journal of the American Mosquito Control Association* **3**:394-501.

- Reiter, P., M. A. Amador, R. A. Anderson, and G. G. Clark. 1995. Dispersal of *Aedes aegypti* in an Urban Area after Blood-Feeding as Demonstrated by Rubidium-Marked Eggs. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **52**:177-179.
- Reiter, P. 1998. *Aedes albopictus* and the world trade in used tires, 1988-1995: the shape of things to come? *Journal of the American Mosquito control Association* **14**:83-94.
- Reiter, P., D. Fontenille, and C. Paupy. 2006. *Aedes albopictus* as an epidemic vector of chikungunya virus: another emerging problem? *Lancet infectious disease* **6**:463-464.
- Reiter, P. 2007. Oviposition, dispersal, and survival in *Aedes aegypti*: Implications for the efficacy of control strategies. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* **7**:261-273.
- Reitz, S. R. and J. T. Trumble. 2002. Competitive displacement among insects and arachnids. *Annual Review of Entomology* **47**:435-465.
- Rejmanek, M. and D. M. Richardson. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* **77**:1655-1661.
- Renault, P., J. L. Solet, D. Sissoko, E. Balleydier, S. Larrieu, L. Filleul, C. Lassalle, J. Thiria, E. Rachou, H. de Valk, D. Ilef, M. Ledrans, I. Quatresous, P. Quenel, and V. Pierre. 2007. A major epidemic of chikungunya virus infection on Reunion Island, France, 2005-2006. *Am J Trop Med Hyg* **77**:727-731.
- Rezza, G., L. Nicoletti, R. Angelini, R. Romi, A. C. Finarelli, M. Panning, P. Cordioli, C. Fortuna, S. Boros, F. Magurano, G. Silvi, P. Angelini, M. Dottori, M. G. Ciufolini, G. C. Majori, A. Cassone, and C. S. Grp. 2007. Infection with chikungunya virus in Italy: an outbreak in a temperate region. *Lancet* **370**:1840-1846.
- Ricciardi, A. 2003. Predicting the impacts of an introduced species from its invasion history: an empirical approach applied to zebra mussel invasions. *Freshwater Biology* **48**:972-981.
- Rosen, L. 1986. The pathogenesis of dengue hemorrhagic fever. A critical appraisal of current hypothesis. *South African Medical Journal* **70**:40-42.
- Rudnick, A. and W. M. Hammon. 1960. Newly recognized *Aedes aegypti* problems in Manila and Bangkok. *Mosquito news* **20**:247-249.
- Russell, P. K., D. V. Quynh, A. Nisalak, P. Simasathien, T. M. Yuil, and D. J. Gould. 1969. Mosquito tors of dengue viruses in south Vietnam. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **18**:455-459.
- Sabatini, A., V. Raineri, G. Trovato, and M. Coluzzi. 1990. *Aedes albopictus* in Italia e possibile diffusione della specie nell'area mediterranea. *Parassitologia* **32**:301-304.
- Salvan, M. and J. Mouchet. 1994. *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* at Ile de la Réunion. *Ann. Soc. Belg. Med. Trop.* **74**:323-326.
- Savage, H. M., V. I. Ezike, A. C. N. Nwankwo, R. Spiegel, and B. R. Miller. 1992. 1st Record of Breeding Populations of *Aedes-Albopictus* in Continental Africa - Implications for Arboviral Transmission. *Journal of the American Mosquito control Association* **8**:101-103.

- Schaffner, F. and S. Karch. 2000. First record of *Aedes albopictus* (Skuse, 1894) in metropolitan France. *Comptes Rendus De L Academie Des Sciences Série Iii-Sciences De La Vie-Life Sciences* **323**:373-75
- Schaffner, F., W. Van Bortel, and M. Coosemans. 2004. First record of *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* in Belgium. *Journal of the American Mosquito control Association* **20**:201-203.
- Schoener, T. W. 1974. Competition and the form of habitat shift. *Theoretical Population Biology* **6**:265-307.
- Schoener, T. W. and D. A. Spiller. 1995. Effect of Predators and Area on Invasion - an Experiment with Island Spiders. *Science* **267**:1811-1813.
- Scholte, E. J., E. Dijkstra, H. Blok, A. De Vries, W. Takken, A. Hofhuis, M. Koopmans, A. De Boer, and C. B. E. M. Reusken. 2008. Accidental importation of the mosquito *Aedes albopictus* into the Netherlands: a survey of mosquito distribution and the presence of dengue virus. *Medical and Veterinary Entomology* **22**:352-358.
- Scholte, E. J. and F. Schaffner. 2007. Waiting the tiger: establishment and spread of the *Aedes albopictus* mosquito in Europe, in W. Takken and B.G.J. Knols (Eds.), *Emerging Pests and Vector-Borne Diseases in Europe*. Pages 241-260. Wageningen Academic Publishers.
- Schuffenecker, I., I. Itean, A. Michault, S. Murri, L. Frangeul, M.-C. Vaney, R. Lavenir, N. Pardigon, J.-M. Reynes, F. Pettinelli, L. Biscornet, L. Diancourt, S. Michel, S. Duquerroy, G. Guigon, M.-P. Frenkiel, A.-C. Brehin, N. Cubito, P. Despres, F. Kunst, F. I. A. Rey, H. Zeller, and S. Brisse. 2006. Genome Microevolution of Chikungunya Viruses Causing the Indian Ocean Outbreak. *Plos Medicine* **3**:1-13.
- Settle, W. H. and L. T. Wilson. 1990. Invasion by the Variegated Leafhopper and Biotic Interactions: Parasitism, Competition, and Apparent Competition. *Ecology* **71**:1461-1470.
- Shroyer, D. A. 1986. *Aedes albopictus* and arboviruses: a concise review of the literature. *Journal of the American Mosquito Control Association* **2**:424-428.
- Simard, F., E. Nchoutpouen, J. C. Toto, and D. Fontenille. 2005. Geographic distribution and breeding site preference of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* (Diptera : Culicidae) in Cameroon, Central Africa. *Journal of Medical Entomology* **42**:726-731.
- Simberloff, D. and B. Von Holle. 1999. Positive Interactions of Nonindigenous Species: Invasional Meltdown? *Biological Invasions* **1**:21-32.
- Sissoko, D., C. Giry, A. Moedondze, F. Pettinelli, G. Delmas, R. Saidali, P. Gabriele, A. Abaine, J.-L. Solet, M.-A. Sanquer, C. Paquet, V. Pierre, and E. SERO-CHIKMAY. 2008. Chikungunya à Mayotte 2005-2007. in 1ère journée Mahoraise de Veille Sanitaire, Mayotte.
- Sissoko, D., C. Giry, P. Gabrié, A. Tarantola, F. Pettinelli, L. Collet, E. D'Ortenzio, P. Renaut, and V. Pierre. 2009. Emergence chez l'homme de la fièvre de la Vallée du Rift à Mayotte, 2007-2008. *Bulletin Epidémiologique Hebdomadaire, INVS* **4**:33-36.
- Skuse, F. 1894. The banded mosquito of Bengal. *Indian Museum Notes* **3**:20 pp.
- Smith, C. E. G. 1956. The history of dengue in tropical Asia and its probable relationship to the mosquito *Aedes aegypti*. *Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **59**:243-251.

- Stewart, A. J. A. 1996. Interspecific competition reinstated as an important force structuring insect herbivore communities. *Trends in Ecology and Evolution* **11**:233-234.
- Taglioni, F. and J.-S. Dehecq. 2009. L'environnement socio-spatial comme facteur d'émergence des maladies infectieuses- Le chikungunya dans l'océan Indien. *EchoGéo* **9**.
- Tabachnik, W. J. 1991. Evolutionary genetics and arthropod-borne disease. The yellow fever mosquito. *American Entomology* **37**:14-24.
- Tabachnik, W. J. and J. R. Powell. 1979. A world-wide survey of genetic variation in the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*. *Genetic Research* **34**:215-229.
- Tewari, S. C., V. Thenmozhi, C. R. Kathoi, R. Manavalan, A. Munirathinam, and A. Gajanana. 2004. Dengue vector prevalence and virus infection in a rural area in south India. *Trop. Med. Int. Health* **9**:499-507.
- Thavara, U., A. Tawatsin, C. Chansang, W. Kong-ngamsuk, S. Paosriwong, J. Boon-Long, Y. Rongsriyam, and N. Komalamisra. 2001. Larval Occurrence, Oviposition Behavior and Biting Activity of Potential Mosquito Vectors of Dengue on Samui Island, Thailand. *Journal of Vector Ecology* **26**:172-180.
- Toto, J. C., S. Abaga, P. Carnevale, and F. Simard. 2003. First report of the oriental mosquito *Aedes albopictus* on the West African island of Bioko, Equatorial Guinea. *Med Vet Entomol* **17**:343-346.
- Tsuda, Y., W. Suwonkerd, S. Chawprom, S. Prajakwong, and M. Takagi. 2006. Different spatial distribution of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* along an urban-rural gradient and the relating environmental factors examined in three villages in northern Thailand. *Journal of the American Mosquito control Association* **22**:222-228.
- UICN. 2006. <http://www.issg.org/database/species/search.asp>
- Vassal, J. J. 1907. La paludisme à l'île de la Réunion. *Atti. Soc. Stud. Mal.* **54**:18-27.
- Vazeille, M., S. Moutailler, D. Coudrier, C. Rousseaux, H. Khun, M. Huerre, J. Thiria, J.-S. Dehecq, D. Fontenille, I. Schuffenecker, P. Despres, and A. B. Failloux. 2007. Two Chikungunya Isolates from the Outbreak of La Reunion (Indian Ocean) Exhibit Different Patterns of Infection in the Mosquito, *Aedes albopictus*. *Plos One* **2**:9 pp.
- Williamson, M. H. and A. Fitter. 1996. The characters of successful invaders. *Biological Conservation* **78**:163-170.
- Yee, D. A., M. G. Kaufman, and S. A. Juliano. 2007. The significance of ratios of detritus types and micro-organism productivity to competitive interactions between aquatic insect detritivores. *Journal of Animal Ecology* **76**:1105-1115.
- Yee, D. A., B. Kesavaraju, and S. A. Juliano. 2004. Larval feeding behavior of three co-occurring species of container mosquitoes. *Journal of Vector Ecology* **29**:315-322.
- Yergolkar, P. N., B. V. Tandale, V. A. Arankalle, P. S. Sathe, A. B. Sudeep, S. S. Gandhe, M. D. Gokhle, G. P. Jacob, S. L. Hundekar, and A. C. Mishra. 2006. Chikungunya outbreaks caused by African genotype, India. *Emerging Infectious Diseases* **12**:1580-1583.
- Zeller, H. G. 1998. Dengue, arbovirus and migrations in the Indian Ocean. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* **91**:56-60.

Listes de travaux réalisés

Publications

- Bagny, L., H. Delatte, N. Elissa, S. Quilici, and D. Fontenille. 2009a. *Aedes* (Diptera: Culicidae) vectors of arboviruses in Mayotte (Indian Ocean) : distribution area and larval habitats. *J Med Entomol.* **46**:198-207.
- Bagny, L., M. Freulon, and H. Delatte. 2009b. First description of *Aedes albopictus*, vector of arboviruses in the Eparse Islands of the Mozambique channel and an update of the inventory of culicidae. *Bulletin de la Pathologie Exotique* **102**:192-198.
- Bagny, L., H. Delatte, S. Quilici, and D. Fontenille. in press. Progressive decrease in *Aedes aegypti* distribution in Reunion Island since the 1900's. *Journal of Medical Entomology.* **46** : 1541-1545 (cf Annexe 1).
- Bagny, L, Delatte, H., David, P., Fontenille, D., Quilici, S. Comparative life history traits in *Aedes* mosquitoes community in Reunion Island.Soumis.
- Bagny, L, Delatte, H., Fontenille, D., Quilici, S. Interspecific larval competition: One further point to explain the expansion of *Aedes albopictus*. En preparation.
- Paupy, C., H. Delatte, L. Bagny, V. Corbel, and D. Fontenille. 2009. *Aedes albopictus*, an arbovirus vector: From the darkness to the light. *Microbes and Infection.* Sous presse.
- Delatte H, C. Brengue, C. Paupy, A. Bouetard, L. Bagny, D. Fontenille Phylogeography of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* in the South West islands of the Indian Ocean following a Chikungunya outbreak. En préparation.

Participation à Congrès

Colloque international Chikungunya et autres arboviroses émergentes en milieu tropical.
3-4 December 2007. Saint-Pierre, Réunion. (Poster) International Congress of Entomology, 6-12
Juillet 2008. Durban, Afrique du Sud. (Communication orale)

International Congress of Ecology, 16-21 août 2009. Brisbane, Australie. (Poster)

Workshop: R0 and related concepts: methods and illustrations. 29-31 octobre 2008. Paris, France.

Annexe 1

Bagny, L., H. Delatte, S. Quilici, and D. Fontenille. 2009c. Progressive decrease in *Aedes aegypti* distribution in Reunion Island since the 1900's. Journal of Medical Entomology. **46** : 1541-1545.

Progressive Decrease in *Aedes aegypti* Distribution in Reunion Island Since the 1900s

LEÏLA BAGNY,^{1,2,3} HÉLÈNE DELATTE,^{1,2} SERGE QUILICI,¹ AND DIDIER FONTENILLE⁴

J. Med. Entomol. 46(6): 1541–1545 (2009)

ABSTRACT In Reunion Island, the distribution of the domestic form of *Aedes aegypti* (L.) has been restricted to natural habitats, in ravines located on the driest west coast over the past 50 yr. It is mainly found in rock holes, where it principally co-occurs with *Aedes albopictus* (Skuse), the most common *Aedes* species and the major vector of arboviruses there. To document and understand the changes in *Ae. aegypti* distribution on the island since the beginning of the 20th century, data on its distribution from 1985 to 1986 and from 2007 to 2008 were analyzed and compared with previously published reports. The results show that the number of breeding sites with *Ae. aegypti* and the relative abundance of this species have progressively decreased and that this species is not found anymore in artificial containers. The causes of the decrease of *Ae. aegypti* populations are discussed. It is suggested that ecological factors such as competitive interactions between *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* might have triggered the decrease of *Ae. aegypti* observed during the fifties and that vector control campaigns during these years might have accelerated this process.

KEY WORDS *Aedes aegypti*, *Aedes albopictus*, Reunion Island, distribution

Reunion Island, a French overseas department situated in the Indian Ocean (21° 06' S, 55° 36' E), east of Madagascar, is a volcanic island covering an area of 2,512 km². This mountainous island is divided into two distinct regions: an east wet coast (rainfall, >3 m) and a drier west coast (rainfall, <1 m). The hydrographical network includes a dozen permanent rivers with irregular flow and many ravines, which have water only a few days per year. These ravines are full of volcanic friable rocks, with holes that constitute potential suitable larval habitats for mosquitoes.

Twelve species of Culicidae belonging to four genera (*Culex*, *Anopheles*, *Orthopodomyia*, and *Aedes*) are present on the island (Hamon 1953). Among *Aedes* species, *Aedes dufouri* (Hamon), described as an endemic species of the island, principally occurs in brackish water on the east coast (Hamon 1953). *Aedes fowleri* (Charmoy) is found in rock holes in ravines with no geographical preference. Both species are known to bite humans, but they are not known to be vectors of arboviruses. *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes albopictus* (Skuse) are also present and represent a major concern for public health as they are the main vectors of arboviruses, such as dengue and chikungunya (Christophers 1960, Gratz 2004). *Ae. albopictus* was first recorded in Reunion Island in 1913 (Edwards

1920), probably introduced several years before via trade with the Indian/Indonesian subcontinent, or from the east coast of Madagascar. Since the fifties, *Ae. albopictus* has been the dominant *Aedes* species in inhabited areas under 1,200 m (Hamon 1953). It is currently distributed in a large range of natural and artificial larval habitats, all over the island (Delatte et al. 2008). *Ae. aegypti* was first described in Reunion Island in 1902, without precise information on its abundance and distribution, although it was quoted as one of the most common Culicidae encountered on the island by Vassal (1907). In 1953, its distribution was limited to a few rural sites on the west coast of the island up to 650 m (Hamon 1953). Larval habitats of *Ae. aegypti* were described as small shaded rock holes containing water with a high organic content (Salvan and Mouchet 1994). Because the occurrence of *Ae. aegypti* has been rare for the past 60 yr, some studies suggested that there has been a decrease in the population of this species, probably due to the mosquito-control campaigns against malaria vectors in the 1950s (Hamon 1953, Salvan and Mouchet 1994, Reiter et al. 2006). To try to explain this decrease in *Ae. aegypti* populations on the island, data from 1985 to 1986 and from 2007 to 2008 were analyzed and compared with older reports from 1907 and 1950.

Materials and Methods

An entomological survey on the distribution of *Ae. aegypti* in Reunion Island was carried out from June 1985 to June 1986. Data were obtained from the archives of the regional vector control laboratory of Reunion Island. In

¹ Cirad, UMR 'Peuplements Végétaux et Bio-agresseurs en Milieu Tropical' CIRAD/Université de la Réunion, Pôle de Protection des Plantes, 7 chemin de l'IRAT, 97410, Saint-Pierre, La Réunion, France.

² IRD, UR016, 97410 Saint-Pierre, France.

³ Corresponding author, e-mail: leila.bagny@cirad.fr.

⁴ IRD, UR 016, 'Caractérisation et contrôle des populations de vecteurs,' BP 64501, 34394, Montpellier Cedex 5, France.

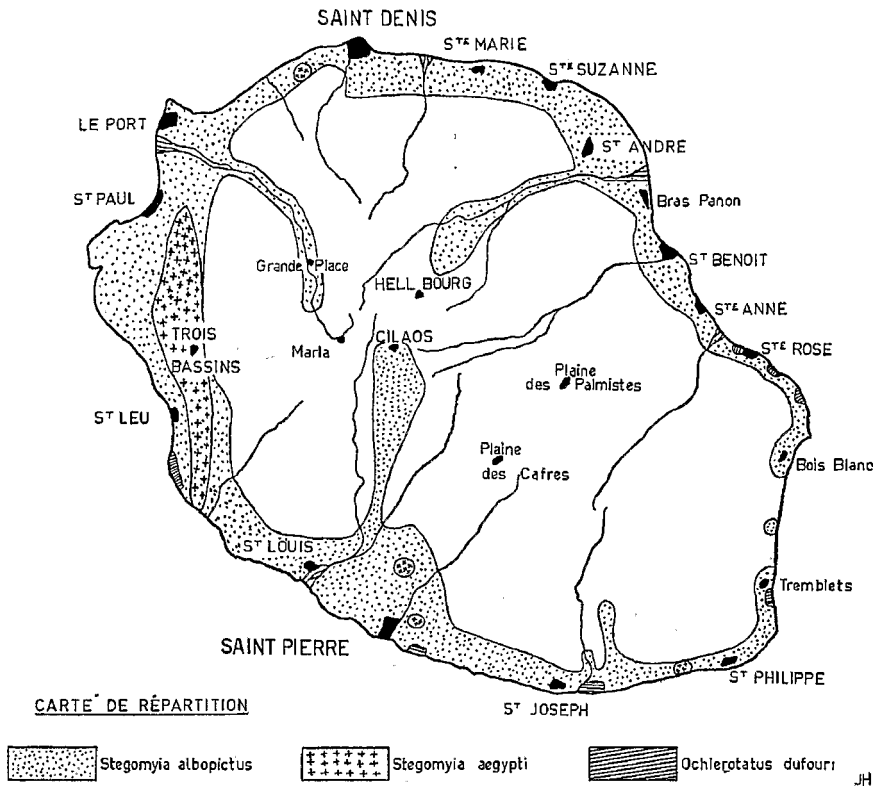


Fig. 1. Distribution map of *Ae. aegypti*, *Ae. Albopictus*, and *Ae. dufouri* in the fifties (from Hamon 1953).

this period, vector control teams conducted entomological surveys in ravines and urban areas of the island to study variations in the relative abundance and densities of mosquitoes. All species found in larval habitats were identified, and these data were used to specify areas where *Ae. aegypti* were present. Moreover, the presence of this species was specifically studied between 1985 and 1986 in 22 ravines previously identified as positive for *Ae. aegypti* by Hamon (1953). Data concerning the occurrence and abundance of *Ae. albopictus* also were obtained during these surveys in the targeted ravines.

From the end of the eighties to the present, vector control teams continued to study mosquitoes densities on a daily basis in urban areas and in ravines. Seventeen ravines located on the north, west, and south coasts were identified as positive for the presence of *Ae. aegypti*. These ravines were prospected on a monthly basis between June 2007 and June 2008 to update the spatiotemporal distribution of *Ae. aegypti* populations. All larvae present in larval habitats were collected and identified in the laboratory. We also present data on the occurrence and abundance of *Ae. albopictus* gathered during these surveys. The determination key of McClelland (1968) was used to specify the *Ae. aegypti* form that occurs in the island after observations on a series of 150 individuals. Proportion tests were used to test the differences in abundance and occurrence between 1985 and 1986 and 2007 and 2008. Statistical analyses

were made using R software (R Development Core Team 2008).

Results

In 1953, a large area on the west coast, and smaller ones in the north, south, and southeastern coasts were identified as positive for *Ae. aegypti* (Fig. 1). In 1985–1986, *Ae. aegypti* was detected in 13 of 22 prospected ravines, in two cemeteries on the northwestern and southern coasts (Fig. 2), and also in a residential yard in an artificial container on one occasion in August 1985. During the surveys in 1985–1986, 73 larval habitats containing *Ae. aegypti* larvae were found, compared with 177 with *Ae. albopictus* (Fig. 3a). Eighty-seven percent of larval habitats with *Ae. aegypti* were natural sites, mainly rock holes, and 23% were artificial sites in cemeteries such as vases or tin cans (Fig. 3c). In comparison, *Ae. albopictus* was common in both natural and artificial sites. *Ae. aegypti* always co-occurred with *Ae. albopictus* in the same larval habitat but it was less abundant. During the prospecting period, 741 larvae of *Ae. aegypti* were collected and identified compared with 13,523 larvae of *Ae. albopictus* (Fig. 3b).

In 2007–2008, *Ae. aegypti* was found in seven of 17 ravines prospected (Fig. 2B), with almost the same distribution pattern observed in 1985–1986. There was no significant difference in the proportion of

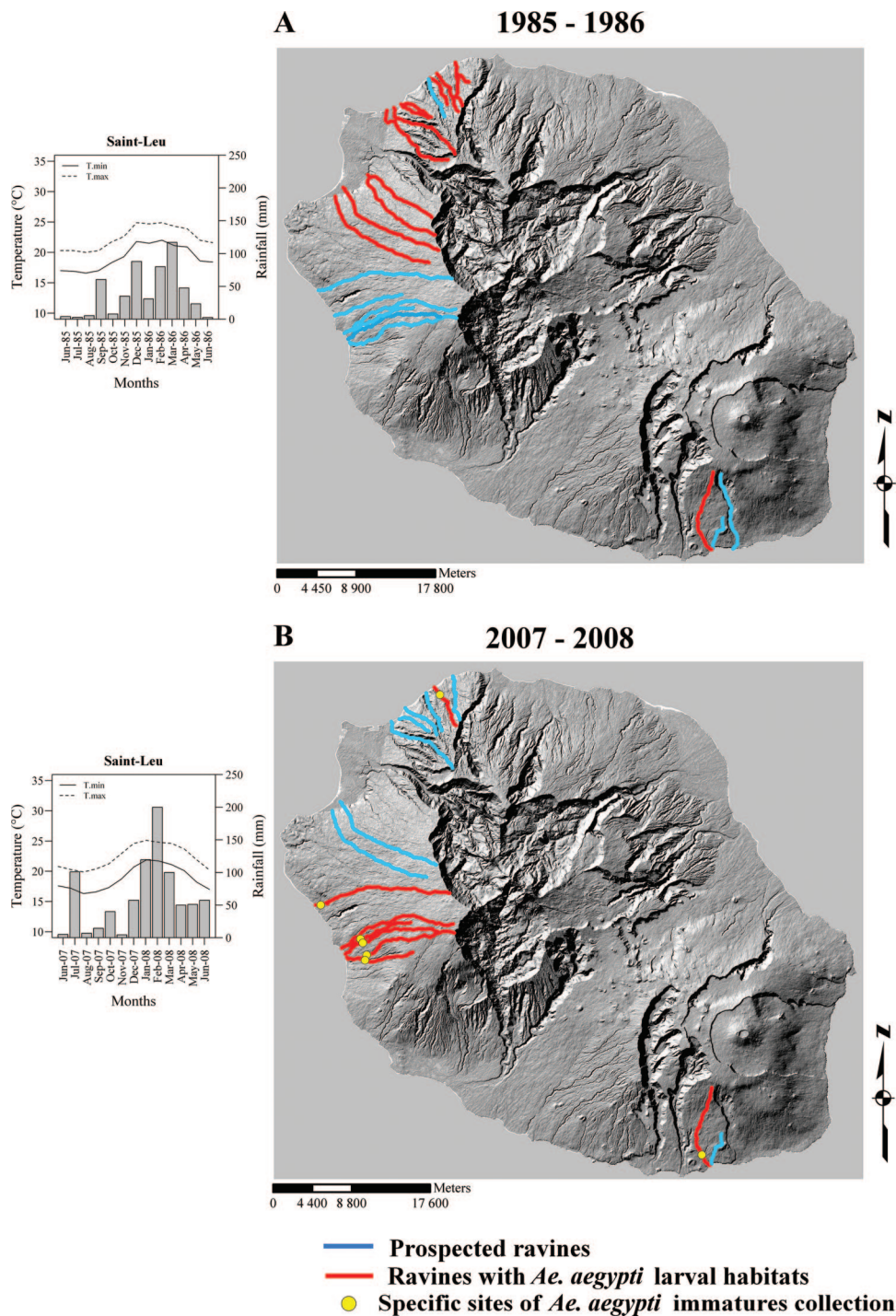


Fig. 2. Distribution map of the ravines prospected for presence of *Ae. aegypti*, average rainfall and minimum and maximum average temperature in 1985–1986 (A), and in 2007–2008 (B) in St-Leu (a town of the drier west coast) (from BD Topo IGN and Météo France). (Online figure in color.)

positive ravines identified in 1985–1986 and in 2007–2008 (proportion test, $P = 0.43$). Among the 37 larval habitats containing *Ae. aegypti* sampled between 2007 and 2008, only rock holes or bamboo stumps

were observed (Fig. 3c). This species has always been found in the same breeding sites in the same areas of the ravines throughout the monitoring period. However, in the area prospected 171 larval habitats con-

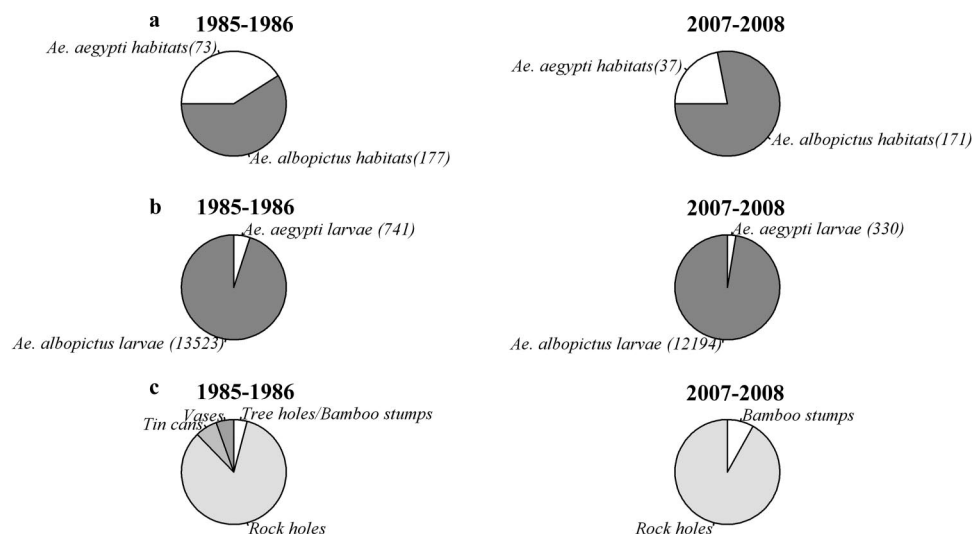


Fig. 3. (a) Larval habitats with *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* in 1985–1986 and 2007–2008. (b) Relative abundance of *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* in areas prospected in 1985–1986 and 2007–2008. (c) Larval habitats types sampled containing *Ae. aegypti* immature stages in 1985–1986 and 2007–2008.

tained *Ae. albopictus* immature stages (Fig. 3a). The relative proportion of larval habitats occupied by *Ae. aegypti* in areas prospected significantly decreased between 1985 and 1986 and between 2007 and 2008 (proportion test, $P = 0.0001$). Moreover, *Ae. aegypti* still co-occurred with *Ae. albopictus* in larval habitats as in the 1985–1986 survey, except in one ravine, Ravine Trois Bassins, where *Ae. aegypti* was sometimes found alone. In total, 330 larvae of *Ae. aegypti* and 12,194 larvae (or adult) of *Ae. albopictus* were identified during the prospecting period of 2007–2008 (Fig. 3b). The relative abundance of *Ae. aegypti* in prospected areas significantly decreased (proportion test, $P \ll 0.001$) between 1985 and 1986 and between 2007 and 2008. No seasonal pattern in the number of larvae in larval habitats was observed during the prospecting periods (i.e., 1985–1986 and 2007–2008); in fact, there was no difference in abundance between winter and summer.

All *Ae. aegypti* adult specimens observed had pale scales on the first abdominal tergite, suggesting that they belong to the *aegypti* form according to McClelland (1968) keys.

Discussion

For the past 50 yr, *Ae. aegypti* has occupied the same ecological niches situated principally on the driest coast of the island. *Ae. albopictus* seems to be well adapted to the local environment because it is present everywhere in urban and rural habitats. *Ae. aegypti* is known to be favored in a drier climate compared with *Ae. albopictus* (Fontenille and Rodhain 1989, Simard et al. 2005; but see Britch et al. 2008), mainly because of a higher resistance to desiccation at the egg stage (Juliano et al. 2002, Constanzo et al. 2005). During the monitoring periods, the number of larvae did not fluctuate according to seasons but apparently depended on rainfall from the week before prospecting (data not shown).

Despite the efforts made to find this species in urban areas, it has never been found again in cemeteries or in artificial larval habitats. This is quite surprising because in Reunion Island *Ae. aegypti aegypti*, the domestic form, was identified on morphological criteria, whereas this population shows ecological characteristics closer to those of the *formosus* form. In fact, in some areas such as West Indies where the two different forms of *Ae. aegypti* occur, it is the feral form belonging to *Ae. aegypti formosus* that occurs in rock holes, whereas the domestic form lives near humans and colonizes especially artificial containers (Tabachnik and Powell 1979, Parker et al. 1983). Nevertheless, this Reunion Island population seems to keep some domestic characteristics as it is still observed biting humans in the field (unpublished data), and it is also a competent vector for dengue (Failloux et al. 2002). Vector control campaigns against *Anopheles* targeting inhabited areas in the fifties may have contributed to select exophilic and more rural populations of this *Ae. aegypti* form.

Although the data presented here do not clearly demonstrate it, there seems to be a tendency toward a decrease of the *Ae. aegypti* populations in the island over the past 50 yr. Several explanations could be proposed to explain it. It is commonly admitted that the reduction of *Ae. aegypti* populations in Reunion Island is due to the large use of DDT indoors in the past. But some elements let us think that it should not be the only factor explaining the reduction. Indeed, DDT was sprayed indoors between 1949 and 1953 to control the populations of *Anopheles* in the island (Hamon 1953, Salvan and Mouchet 1994). Because Hamon and Dufour (1951) described *Ae. albopictus* as the most common *Aedes* species in the island, the DDT treatments would have had to have led to the replacement of *Ae. aegypti* populations in inhabited areas in only 2 yr. However, *An. gambiae* s.l. population really decreased at the end of the third campaign in 1953 (Hamon and Dufour 1954). Therefore, the target

species (i.e., *An. gambiae* s.l.) of the vector control campaign would have been affected by the DDT sprays in 3 yr at minimum, whereas the disappearance of a nontarget and less endophilic species (i.e., *Ae. aegypti*) would have been more rapid. Considering only this hypothesis, it seems that data are lacking to explain such a rapid decrease. However, the decline of *Ae. aegypti* population could have begun with the arrival of *Ae. albopictus* on the island probably before 1913. In fact, the introduction of *Ae. albopictus* in a new area has already modified the distribution and abundance of resident species in several countries (O'Meara et al. 1995, Bagny et al. 2009). Furthermore, because both species share the same larval habitats, we can suspect the existence of competitive interactions between them which could have favored the expansion of *Ae. albopictus* (Juliano 1998). In this case, the large use of DDT indoor might have accelerated the decrease of this population already initiated by the arrival of *Ae. albopictus*. Moreover, since the eighties, *Ae. aegypti* population still seems to decrease as the proportion of breeding sites with this species is lower in 2007–2008. This decrease may be caused mainly by competitive interactions with *Ae. albopictus* because no particular massive vector control campaigns in western ravines occurred during this period.

Today, it is difficult to predict whether the population of *Ae. aegypti* will disappear or whether a stable coexistence with *Ae. albopictus* will occur. Studies on life strategies of *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti*, as well as on interspecific competition between these two species, are needed to better understand the distribution of both species in Reunion Island and the future changes in *Ae. aegypti* populations.

Acknowledgments

We thank Jean-Sébastien Dehecq and the teams of the regional vector control from the North and the South districts for invaluable help with fieldwork. We are particularly grateful to M. Salvan for his work and for meticulous data registration. This work was funded by the Conseil Régional de la Réunion, the European Union, and the Agence Nationale de la Recherche program "EntomoChik."

References Cited

- Bagny, L., H. Delatte, N. Elissa, S. Quilici, and D. Fontenille. 2009. *Aedes* (Diptera: Culicidae) vectors of arboviruses in Mayotte (Indian Ocean): distribution area and larval habitats. *J. Med. Entomol.* 46: 198–207.
- Britch, S. C., K. J. Linthicum, A. Anyamba, C. J. Tucker, E. W. Pak, and T.M.S. Team. 2008. Long-term surveillance data and patterns of invasion by *Aedes albopictus* in Florida. *J. Am. Mosq. Control Assoc.* 24: 115–120.
- Christophers, S. R. 1960. *Aedes aegypti* (L.) the yellow fever mosquito: its life history, bionomics and structure. Cambridge University Press, New York.
- Costanzo, K. S., B. Kesavaraju, and S. A. Juliano. 2005. Condition-specific competition in container mosquitoes: the role of noncompeting life-history stages. *Ecology* 86: 3289–3295.
- Delatte, H., J.-S. Dehecq, J. Thiria, C. Domerg, C. Paupy, and D. Fontenille. 2008. Geographic distribution and developmental sites of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) during a chikungunya epidemic event. *Vector-Borne Zoonotic Dis* 8: 25–34.
- Edwards, F. W. 1920. Notes on the mosquitoes of Madagascar, Mauritius and Reunion. *Bull. Entomol. Res.* 11: 132–138.
- Failloux, A. B., M. Vazeille, and F. Rodhain. 2002. Geographic genetic variation in populations of the dengue virus vector *Aedes aegypti*. *J. Mol. Evol.* 55: 653–663.
- Fontenille, D., and F. Rodhain. 1989. Biology and Distribution of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* in Madagascar. *J. Am. Mosq. Control Assoc.* 5: 219–225.
- Gratz, N. G. 2004. Critical review of the vector status of *Aedes albopictus*. *Med. Vet. Entomol.* 18: 215–227.
- Hamon, J. 1953. Etudes biologique et systématique des Culicidae de l'Ile de La Réunion. *Mem. Inst. Scient. Madagascar* 4: 521–541.
- Hamon, J., and G. Dufour. 1951. Rapport sur la lutte antipaludique-Campagne 1950–1951. Direction Départementale de la Santé de la Réunion, Saint-Denis (Ile de la Réunion).
- Hamon, J., and G. Dufour. 1954. La lutte anti-paludique à la Réunion. *World Health Org.* 11: 525–556.
- Juliano, S. A. 1998. Species introduction and replacement among mosquitoes: interspecific resource competition or apparent competition? *Ecology* 79: 225–268.
- Juliano, S. A., G. F. O'Meara, J. R. Morrill, M. M. Cutwa. 2002. Desiccation and thermal tolerance of eggs and the coexistence of competing mosquitoes. *Oecologia (Berl.)* 130: 458–469.
- McClelland, G.A.H. 1968. Variation in scale pattern of the abdominal tergum of *Aedes aegypti* (L.) Worldwide Survey of Populations with Particular Reference to East Africa. *World Health Org. WHO/VBC/71.271*.
- O'Meara, G. F., L. F. Evans, A. D. Gettman, and J. P. Cuda. 1995. Spread of *Aedes albopictus* and decline of *Ae. aegypti* (Diptera: Culicidae) in Florida. *J. Med. Entomol.* 32: 554–562.
- Parker, A. G., M.E.C. Giglioli, S. Mussington, A. B. Knudsen, R. A. Ward, and R. Aarons. 1983. Rock holes habitats of a feral population of *Aedes aegypti* on the island of Anguilla, West Indies. *Mosq. News* 43: 79–81.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reiter, P., D. Fontenille, and C. Paupy. 2006. *Aedes albopictus* as an epidemic vector of chikungunya virus: another emerging problem? *Lancet Infect. Dis.* 6: 463–464.
- Salvan, M., and J. Mouchet. 1994. *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* at Ile de la Reunion. *Ann. Soc. Belg. Med. Trop.* 74: 323–326.
- Simard, F., E. Nchoutpouen, J. C. Toto, and D. Fontenille. 2005. Geographic distribution and breeding site preference of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in Cameroon, Central Africa. *J. Med. Entomol.* 42: 726–731.
- Tabachnik, W. J., and J. R. Powell. 1979. A world-wide survey of genetic variation in the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*. *Genet. Res.* 34: 215–229.
- Vassal, J. J. 1907. Le Paludisme à l'Ile de la Réunion. *Società Per Gli Studi Della Maria* 8: 18–27.

Received 2 February 2009; accepted 5 August 2009.

Annexe 2

Bagny, L., M. Freulon, and H. Delatte. 2009b. First description of *Aedes albopictus*, vector of arboviruses in the Eparsé Islands of the Mozambique channel and an update of the inventory of culicidae. Bulletin de la Pathologie Exotique **102**:192-198.

ENTOMOLOGIE MÉDICALE

Première mention d'*Aedes albopictus*, vecteur d'arbovirus, dans les îles Éparses du canal du Mozambique et actualisation de l'inventaire de la faune culicidienne.

L. Bagny (1, 2), M. Freulon (3) & H. Delatte (1, 2)

(1) CIRAD, UMR53 PVBMT, CIRAD-Université de la Réunion, Pôle de protection des plantes, 7 chemin de l'IRAT, Ligne Paradis, 97410 Saint-Pierre, la Réunion, France.
E-mail : delatte@cirad.fr

(2) UR 016, Institut de recherche pour le développement (IRD), 7 chemin de l'IRAT, 97410 Saint-Pierre, la Réunion, France.

(3) Service de santé des armées, Saint-Denis, la Réunion, France.

Manuscrit n° 3317. "Entomologie médicale". Reçu le 19 août 2008. Accepté le 16 décembre 2008.

Summary: First record of *Aedes albopictus*, vector of arboviruses in the Eparses Islands of the Mozambique channel and updating of the inventory of Culicidae.

This is the first description of *Ae. albopictus* in Grande Glorieuse and Juan de Nova, which are two isolated French islands of the Mozambique Channel. The recent introduction of this species is underlined by its absence in the inventories realised between 2000 and 2003. The last severe arbovirus epidemic of chikungunya (2005-2006), vectored by *Ae. albopictus*, which occurred in the area of the Indian Ocean emphasized the epidemiological role of this vector. So that, notifying its presence might help to target potential exotic arboviruses that could be introduced into the island. Furthermore this study allowed us to update the culicidae inventory, not only with this species, but also with the first observation of *Culex sitiens* in Europa and the confirmation of *Ae. dufouri* on this island. In order to determine the different species at the adult and/or at the larval stage, the authors propose keys of identification for mosquito species of the Eparses islands. All the described species on these islands are allochthonous species and some are being a nuisance. Sanitary recommendations together with biological and mechanical controls are proposed in order to reduce the nuisance and to prevent from any new introduction on these islands.

Résumé :

Aedes albopictus a été observé pour la première fois dans les îles de Grande-Glorieuse et de Juan-de-Nova, îles Éparses françaises du canal du Mozambique. La présence de cette espèce n'a pas été mentionnée lors des derniers inventaires de la faune culicidienne réalisés entre 2000 et 2003, ce qui met en avant la vulnérabilité de ces milieux insulaires face aux nouvelles espèces invasives et l'intérêt de poursuivre la surveillance dans ces zones. L'inventaire de la faune culicidienne a de plus été enrichi de l'espèce *Culex sitiens* sur l'île d'Europa. Sur cette même île, la présence d'*Ae. dufouri* a été confirmée. Afin de faciliter la détermination des espèces culicidiennes, les auteurs proposent une clé dichotomique pour les larves et adultes. Toutes les espèces décrites sur ces îles étant allochtones, des recommandations sanitaires ainsi qu'une lutte biologique et mécanique ciblée contre les espèces les plus nuisibles sont proposées.

Introduction

Aedes albopictus est un moustique originaire d'Asie et considéré comme invasif depuis les années 1980, du fait de l'augmentation de son aire de répartition dans plus de 28 pays (1). En sus des problèmes écologiques liés à sa dispersion mondiale, les problèmes de santé publique inhérents à ce vecteur sont de plus en plus importants. En effet, *Ae. albopictus* a la capacité de transmettre de nombreux arbovirus, dont la dengue et plus particulièrement le chikungunya. Sa très forte compétence a été démontrée pour ce dernier lors de la dernière épidémie (17) qui a sévi dans l'océan Indien en 2005-2006 (15).

Aedes albopictus est un moustique ayant une grande plasticité écologique caractérisée par une bonne adaptation à de nombreux milieux, tant à l'état adulte que larvaire. Ainsi, il se développe à l'état larvaire dans de nombreux types de récipients, aussi bien artificiels que naturels (10). Cette capacité, couplée à l'intensification des échanges commerciaux mondiaux ces 30 dernières années, a favorisé son invasion passive dans de nombreux pays. Dans la zone du sud-ouest de l'océan Indien (SOOI), la présence d'*Ae. albopictus* avait été rapportée dans l'est de Madagascar de Fort Dauphin à Diego-Suarez (6), aux Seychelles, à l'île Maurice (12) et à la Réunion (9), avant la vague d'expansion mondiale observée ces dernières années. Depuis, de récents échantillonnages font état de la présence

Arboviruses
Culicidae
invasion
adaptation
mosquito
vector
Grande Glorieuse
Juan de Nova
Europa
Eparses Islands
Mozambique Channel
Indian Ocean

Arbovirus
Culicidae
invasion
adaptation
moustique
vecteur
Grande Glorieuse
Juan-de-Nova
Europa
îles Éparses
canal du Mozambique
océan Indien

de cette espèce à Mayotte (7), sur tout le littoral malgache, à Rodrigues (4), et dans toute la zone anthropisée de l'île de la Réunion (3). Afin de répertorier son expansion dans le reste des îles du SOOI, nous avons échantillonné les îles Éparses d'Europa, Juan-de-Nova et Grande Glorieuse. Ces trois îles du canal du Mozambique ne sont habitées que par un gendarme qui est le représentant du préfet des îles Éparses sur place et par un détachement militaire d'une quinzaine d'hommes, relevé en moyenne tous les 45 jours par les avions de la base aérienne de Saint-Denis de la Réunion.

De 2001 à 2003, un premier inventaire exhaustif des Culicidés a été réalisé au cours de plusieurs missions : ces îles ont été considérées comme exemptes d'*Ae. albopictus* (8).

Néanmoins plusieurs espèces de Culicidés ont été observées ; sur Europa : *Ae. aegypti*, *Ae. fowleri*, *Ae. fryeri*, *Ae. dufouri*, et *Eretmapodites plioleucus* ; sur Juan-de-Nova : *Ae. aegypti*, *Ae. fryeri*, *Culex sitiens*, *Cx. tritaeniorhynchus* et *Mansonia uniformis* ; et sur Grande Glorieuse : *Anopheles gambiae*, *Ae. aegypti*, *Cx. quinquefasciatus*, *Cx. tigripes* et *Cx. tritaeniorhynchus* (8).

Cette étude présente les résultats d'une prospection ciblant essentiellement les gîtes larvaires de Culicidés présents dans les trois îles Éparses Europa, Juan-de-Nova et Grande Glorieuse.

Matériel et méthodes

Présentation des îles

Les trois îlots français du canal du Mozambique inventoriés dans cette étude sont des îles d'origine corallienne : leur superficie est peu importante et leur relief pratiquement inexistant. Les îles d'Europa, de Juan-de-Nova et de Grande Glorieuse sont soumises à un climat de type tropical océanique. L'île Europa est la plus méridionale des îles Éparses. Située par 22°21' de latitude sud et 40°21' de longitude est, elle se trouve à environ 300 km de la côte sud-ouest de Madagascar. Les tem-

pératures moyennes oscillent entre un minimum de 17 °C en juillet et un maximum de 32 °C en février/mars. La saison des pluies s'étend de novembre à mai. La pluviométrie annuelle moyenne est de 400 mm. C'est un ancien atoll exondé, colmaté par des madrépores. L'île est sablonneuse et basse (10 m au sommet des dunes les plus hautes). Sa superficie est de 30 km². La flore indigène de l'île est l'une des mieux conservées de tous les îlots. Celle-ci se compose d'une forêt sèche d'euphorbes au nord, d'une plaine herbacée au sud et d'une mangrove. Sa faune est aussi la plus diverse avec 13 espèces d'oiseaux dont 2 sous-espèces endémiques, des chèvres sauvages et des tortues de mer. Déjà connue du temps de la Compagnie des Indes, Europa a été colonisée dès 1905 par des exploitants de sisal. L'archipel des Glorieuses est situé au nord du Canal du Mozambique. Il est constitué par l'île de Grande Glorieuse (située par 11°33' S et 47°17' E) et ses îlots satellites. Les îles Glorieuses émergent à environ 250 km dans le nord-est de Mayotte. La superficie de l'archipel est de 7 km² et son point culminant est à 15 m (île du Lys). Durant l'hiver austral, les précipitations sont inférieures à 80 mm d'eau par mois et les températures varient de 24,5 à 26,5 °C. La saison des pluies dure de novembre à avril. Les précipitations varient alors de 100 à 200 mm par mois et la température moyenne est de 28 °C. Cette île a été colonisée vers 1912 pour l'exploitation d'une cocoteraie : sa faune et sa flore terrestres sont assez pauvres, avec une prédominance de filaos et de cocotiers. La faune se compose principalement d'une colonie de sternes assez importante et des tortues de mer qui viennent y pondre.

L'île de Juan-de-Nova est localisée au milieu du canal du Mozambique par 17°03' de latitude sud et 42°42' de longitude est, soit à environ 150 km de la côte ouest malgache. C'est une île recouverte de sable blanc très fin et entourée par un lagon peu profond. Sa superficie est de 4,5 km², son point culminant est à 12 m. Durant l'hiver austral, les précipitations sont inférieures à 50 mm par mois et la température moyenne est d'environ 25 °C. La saison des pluies dure de décembre à mars. Les précipitations varient alors de 150 à 250 mm par

Tableau I.

Typologie des gîtes larvaires et adultes des espèces culicidiennes capturées sur homme sur les 3 îles Éparses.

Larval breeding sites characteristics for the 3 Eparses islands and adult species captured on Human.

type de gîte	volume*	profondeur (cm)	matière organique	qualité de l'eau	présence de larves	présence de nymphes	espèces	pH	conductivité (µS/cm)	salinité (g/kg)**	adultes capturés sur homme
Europa 20-21/03/08											
chemin inondé (photos 2 A & B)	indéfini	3-5	moyenne	claire	oui	oui	<i>Cx. sitiens</i> <i>Ae. dufouri</i>	8,1	57200	37,73	<i>Ae. fryeri</i>
feuille de tôle	900 ml	5	faible	claire	oui	oui	<i>Ae. aegypti</i>	7,6	580	0,38	
pneu	7,5 l	7	faible	claire	oui	non	<i>Ae. aegypti</i>				
bidon (avec déchets en fer)	3,5 l	3,5	moyenne	teintée	oui	oui	<i>Ae. aegypti</i>	7,6	910	0,60	
fût plastique (photo 2 C)	250 ml	1	faible	claire	oui	oui	<i>Ae. aegypti</i>	7,9	720	0,47	
Grande Glorieuse 7-8/04/08											
bac de récupération de carburant (fer - photo 2 D)	80 l	4	forte (carburant)	teintée	oui	oui	<i>Cx. tigripes</i> <i>Cx. quinquefasciatus</i>	7,8	3800	2,51	<i>Ae. aegypt</i> <i>Ae. albopictus</i> <i>Cx. quinquefasciatus</i>
bac de récupération de carburant	240 l	4	forte (carburant)	teintée	oui	oui	<i>Cx. tigripes</i>	7,8	3800	2,51	
bac de récupération de carburant	2100 l	35	forte (carburant)	teintée	oui	oui	<i>Cx. tigripes</i> <i>Cx. quinquefasciatus</i>	7,8	3800	2,51	
citerne (fer)	indéfini	0,2	faible	claire	oui	oui	<i>Cx. quinquefasciatus</i>	7,9	7500	4,95	
fût plastique (photo 2 F)	4,1 l	4	moyenne	claire	oui	oui	<i>Cx. quinquefasciatus</i> <i>Ae. aegypti</i> <i>Ae. albopictus</i>	7,6	510	0,34	
fût plastique	8,2 l	8	moyenne	teintée	oui	non	<i>Cx. quinquefasciatus</i> <i>Ae. aegypti</i>	7,8	570	0,38	
bouteille coupée (plastique)	1 l	5	moyenne	teintée	oui	oui	<i>Cx. quinquefasciatus</i> <i>Ae. aegypti</i>	7,7	700	0,46	
puits eau douce ensablé			faible	claire	oui	non	<i>Cx. quinquefasciatus</i> <i>Ae. aegypti</i>	8,4	410	0,27	
bac prélèvement eau de pluie	31 l	20	faible	claire	oui	oui	<i>Ae. aegypti</i> <i>Ae. albopictus</i> <i>Cx. quinquefasciatus</i>	7,6	510	0,34	
Juan-de-Nova 30-31/05/08											
boîte de conserve (fer)	40 ml	1	forte (rouille)	teintée	oui	non	<i>Ae. aegypti</i>	7	2100	1,39	<i>Ae. fryeri</i> <i>Cx. sitiens</i>
bac avec déchets (résine)	1400 l	40	forte (rouille)	teintée	oui	non	<i>Ae. aegypti</i>	6	3540	2,34	
flaque d'eau autour du puits eau saumâtre	indéfini	1	moyenne	claire	oui	non	<i>Ae. albopictus</i>	7,1	5900	3,89	
mare d'eau saumâtre ombragée (photos 2 G & H)	indéfini	50	moyenne	claire	oui	oui	<i>Cx. tritaeniorhynchus</i> <i>Cx. sitiens</i>	7,3	33200	21,90	
cale de bateau dans la végétation (photo 2 I)	450 l	10	forte (rouille)	teintée	oui	oui	<i>Ae. fryeri</i>	8,2	25400	16,75	

* Pour les récipients dépassant 2 l, une approximation des volumes a été donnée lorsque possible, grâce aux mesures de hauteur, largeur et profondeur.

** La salinité a été calculée à partir de la valeur de la salinité de l'océan d'une valeur de 35 g/kg et de conductivité de 53060 µS.

mois et la température moyenne est de 28 °C. Comme pour Grande Glorieuse, l'écosystème terrestre de cette île a été modifié par l'intervention de l'homme (introduction de filaos, de cocotiers) depuis sa colonisation et l'exploitation de son milieu vers 1900. La flore y est relativement pauvre, par contre la faune, notamment aviaire, est assez riche.

Prélèvements de moustiques larvaires et adultes

Trois missions ont été effectuées à l'occasion des relèves du personnel militaire en poste sur les îles.

L'île d'Europa a été visitée les 20 et 21 mars 2008, l'île de Grande Glorieuse les 7 et 8 avril 2008; l'île de Juan-de-Nova les 30 et 31 mai 2008. Les missions étaient d'une durée moyenne de 48 heures.

À Europa, en raison de la taille de l'île et du temps passé, seule la partie ouest de l'île a pu être inspectée. À Grande Glorieuse et Juan-de-Nova, la quasi-totalité des gîtes potentiels en eau a pu être examinés, nous permettant d'avoir un aperçu à cette saison de la diversité de la faune culicidienne. Néanmoins, les missions ont été réalisées en fin de saison des pluies et peu de gîtes naturels étaient en eau.

Le temps passé sur les îles a été partagé entre la prospection des gîtes larvaires et les captures de moustiques adultes (sur homme en journée et en soirée). Les récoltes et les captures ont été réalisées dans les différents biotopes naturels ainsi qu'autour des lieux de vie des personnels en poste sur les îles (camps militaires et stations météorologiques). L'identification des larves et adultes de moustiques retrouvés a été réalisée

grâce aux clés dichotomiques de déterminations des genres et espèces de la région (figures 1 & 2) (5, 11, 16).

Mesures liées à la typologie larvaire

Tous les gîtes inspectés présentant des larves de Culicidés ont été pointés par GPS (Garmin, Etrex®). Les profondeur, largeur et volume des différents gîtes larvaires ont été mesurés. La présence de matière organique et la qualité de l'eau ont été évaluées selon des critères qualitatifs visuels.

Nous avons évalué la conductivité à l'aide d'un conductimètre/pHmètre (Hanna instrument, Pays-Bas) pour chacune des eaux prélevées et estimé la salinité. La conductivité et la salinité d'une solution sont des mesures liées et fortement dépendantes de leur composition en ions chargés positivement. Il est de ce fait difficile de donner une mesure exacte de la salinité si la solution testée est chargée en cations autres que Na⁺. Nous avons néanmoins essayé de donner une certaine équivalence de salinité en ne considérant que la présence d'ions Na⁺ et Cl⁻ en solution. Ainsi, en se référant à la salinité de l'océan de 35 g/kg et de conductivité 53 060 µs (à 25 °C), nous avons pu approximer la salinité des eaux analysées (tableau 1).

Résultats

Afin de faciliter les déterminations de ces espèces culicidiennes sur les 3 îles, des clés dichotomiques simplifiées des genres et espèces sont proposées pour les adultes et

Photos 1.

Gîtes larvaires présents sur les 3 îles Éparses : de A à C, Europa, de D à F, Grande Glorieuse, de G à I, Juan-de-Nova.

Larval breeding sites on the three Eparse islands: from: A to C, in Europa, from D to F Grande Glorieuse, and G to I for Juan de Nova.



Figure 1.

Clés dichotomiques de différenciation des adultes de Culicidés présents sur les îles Éparses françaises.
Keys of identification for mosquito species on the Eparsé islands for the adult stages.

Clé des genres

- 1- Sternites et tergites abdominaux dépourvus d'écaillles, scutellum arrondi, palpe aussi long que la trompe chez la femelle, palpe renflé à l'apex et aussi long que la trompe chez le mâle, ailes généralement tachetées. **Anopheles gambiae s. 1**
 Sternites et tergites abdominaux avec des écaillles, scutellum généralement trilobé, palpes des femelles généralement plus courts que la trompe, palpes des mâles de taille variable et jamais renflés. **2**
 2- Présence de soies postspiraculaires, pattes antérieures avec des griffes simples ou dentelées. **3**
 Absence de soies postspiraculaires, pattes avec des griffes simples, extrémité de la femelle obtuse, pulvilli présent. **Culex**
 3- Paratergites étroits et ornés d'écaillles, extrémité abdominale de la femelle pointue, griffes des tarsi des pattes I et II généralement dentelées, absence de pulvilli. **Aedes**
 Paratergites sans écaillle. **4**
 4- Paratergites larges, mésoposnotum avec un petit groupe de soies, thorax globuleux en partie ou totalement jaune. **Eretmapodites plioleucus**
 Présence d'écaillles noirâtres et jaunâtres sur les ailes asymétriques, griffes des tarsi des femelles simples, moustique marron et trapu. **Mansonia uniformis**

Clé des espèces d'Aedes

- 1- Espèces noires, ornées de larges écaillles qui, regroupées, forment des anneaux et des taches d'un blanc brillant. **2**
 Espèce marron plus ou moins foncé, scutellum orné de quelques écaillles longues et ternes, un anneau pâle à la base de chaque segment tarsal de la patte postérieure, μ écaillles claires éparées sur tous les tibia et fémurs, palpe du mâle très velu à l'apex. **Ae. (ss genre Aedimorphus) fowleri**
 2- Chez les mâles, les claspettes sont présentes et ressemblent à une protubérance en forme de doigt qui porte un appendice en forme de crochet à son extrémité, font partie intégrante du coxite; le phallosome est en forme de cuillère, non divisé et non denticulé. **3 (ss genre Ochlerotatus)**
 Chez les mâles, les claspettes sont également présentes mais en forme d'une plaque basale recouverte de poils, séparées du coxite par une membrane; le phallosome est divisé en plaque latérale avec présence de denticules. **4 (ss genre Stegomyia)**
 3- Tarses postérieurs des femelles non annelés de blanc et présentant à la face supérieure de la base des articles 1 à 4 une tache basale d'écaillles blanches. **Ae. dufouri**
 Tarses postérieurs possédant au moins 2 articles annelés de blanc, trompe avec des écaillles en majorité pâle sauf le tiers apical entièrement sombre. **Ae. fryeri**
 4- Scutum orné de 2 taches blanches en forme de lyre, fémurs moyens avec une bande antérieure s'étendant depuis la base jusqu'à l'apex. **Ae. aegypti**
 Scutum orné d'une seule ligne médiane blanche, fémurs moyens sans une telle bande. **Ae. albopictus**

Clé des espèces de Culex

- 1- Fémurs et tibia des pattes antérieures et moyennes sombres mais ornés d'une rangée longitudinale de petits points blancs; plus de 2 soies mésépimérales inférieures. Gros moustique très poilu. **Cx. tigripes**
 Pattes ornées différemment; au plus 2 soies mésépimérales inférieures. **2**
 2- Pas de soie mésépimérale inférieure, trompe avec un anneau blanc pâle bien défini, tarsi à anneaux pâles étroits aux articulations. **3**
 Présence d'une soie mésépimérale inférieure, trompes sans anneau pâle et bien défini au moins chez la femelle, tibia uniformément sombre. **Cx. quinquefasciatus**
 3- Fémurs à nombreuses écaillles pâles disséminées antérieurement, cellule de la fourche supérieure de l'aile courte, sa base située distalement par rapport à celle de la fourche inférieure. **Cx. sitiens**
 Fémurs avec un petit nombre ou sans écaillles pâles disséminées, cellule de la fourche de l'aile plus longue, sa base plutôt proximale par rapport à celle de la fourche inférieure. Écaillle du scutum brun foncé. **Cx. tritaeniorhynchus**

Figure 2.

Clés dichotomiques de différenciation des larves de Culicidés présents sur les îles Éparses françaises.
Keys of identification for mosquito species on the Eparsé islands for the larval stages.

Clé des genres

- 1- Absence de siphon respiratoire. **Anopheles gambiae s. 1**
 Présence d'un siphon respiratoire. **2**
 2- Siphon court, conique, terminé par des crochets et un dispositif perforant. **Mansonia uniformis**
 Siphon cylindrique non modifié. **3**
 3- Siphon portant plus d'une paire de soies subventrales. **Culex**
 Siphon ne portant qu'une paire de soies subventrales. **4**
 4- Brosse ventrale composée de plus de 4 paires de soies aux branches multiples, soies caudales inférieures simples, peigne du siphon d'au moins 8 épines. **Aedes**
 Soies caudales inférieures doubles, brosse ventrale composée au plus de 4 paires de soies aux branches généralement simples, peigne siphonal réduite à 0-4 épines. **Eretmapodites plioleucus**

Clé des espèces d'Aedes

- 1- Tégument de l'abdomen et du thorax recouvert de spicules bien visibles; tégument de la tête recouvert de tubercule. **Ae. fowleri**
 Corps non recouvert de spicules. **2**
 2- Peigne du segment 8 composé de 5 à 10 épines situées sur une seule rangée. **3**
 Peigne du segment 8 composé de plus de 10 épines situées sur plusieurs rangées. **4**
 3- Présence de 4 épines thoraciques, épines du segment 8 paraissant trifides. **Ae. aegypti**
 Absence des épines thoraciques, épines du segment 8 paraissant simples. **Ae. albopictus**
 4- Épines du peigne du siphon fortement denticulées des 2 côtés (aucune des épines n'étant plus largement espacées), touffe subventrale ayant 4 à 5 branches. **Ae. fryeri**
 Ces épines au plus très faiblement denticulées du côté dorsal, peigne du siphon formé de 8 à 10 épines, touffe subventrale ayant 12 à 15 branches. **Ae. dufouri**

Clé des espèces de Culex

- 1- Brosse buccale modifiée (préhensile) en épines fortes et recourbées. **Cx. tigripes**
 Brosse buccale non modifiée. **2**
 2- Soies du siphon formées de 3 paires de touffes subventrales et d'une paire latérale, indice du siphon compris entre 4 et 5. **Cx. quinquefasciatus**
 Soies du siphon formées de plus de 4 paires de touffes subventrales. **3**
 3- Soies céphaliques C courtes, épaisses en forme de massue, papilles anales courtes et globuleuses, indice du siphon inférieure à 5. **Cx. sitiens**
 Indice du siphon compris entre 5 et 9, touffes siphonales une fois et demi plus longues que le diamètre du siphon. **Cx. tritaeniorhynchus**

les larves (figures 1 & 2) directement inspirées de clés plus anciennes (2, 4, 5).

Présence d'*Ae. albopictus*

Nous avons pu mettre en évidence la présence d'*Ae. albopictus* pour la première fois sur deux îles Éparses. Le dernier inventaire réalisé sur ces îles date de 2003 (8) et ne mentionne pas la présence de cette espèce. *Aedes albopictus* a été retrouvé uniquement dans des gîtes anthropiques autour des campements humains dans ces îles (photos 1 E & F). Les deux gîtes où la présence d'*Ae. albopictus* a été observée à Grande Glorieuse étaient des gîtes d'eau douce (la salinité étant inférieure à 0,5 g/kg). À Juan-de-Nova, le seul gîte trouvé avec des *Ae. albopictus* était une flaque d'eau ombragée comportant un taux de sel non négligeable (3,9 g/kg).

Écologie des espèces culicidiennes

Les larves d'*Ae. aegypti* ont été exclusivement retrouvées dans des gîtes anthropiques d'eau douce ou faiblement saumâtre, autour des camps, alors qu'*Ae. fryeri*, *Cx. tritaeniorhynchus*, *Cx. sitiens* et *Ae. dufouri* ont été retrouvés exclusivement dans des gîtes naturels d'eau salée. Les *Cx. tigripes* ont été observés dans des gîtes d'eaux polluées par du carburant alors que les *Cx. quinquefasciatus* ont été retrouvés dans une grande variété de gîtes sur l'île de Grande Glorieuse. Les adultes d'*Ae. aegypti* récoltés sur les trois îles étaient morphologiquement de forme sombre et ont pu être rapportés à la forme peu anthropophile de cette espèce *Ae. aegypti formosus* (13).

Au cours de ces courtes missions, des larves de *Culex sitiens* (photos 1 A & B) ont pu être décrites pour la première fois sur l'île d'Europa, cette espèce s'ajoutant à l'inventaire de la faune culicidienne existant. De plus, nous confirmons la présence d'*Ae. dufouri* dans les chemins inondés d'eau très salée (37,73 g/kg) du centre ouest de l'île (tableau 1, photos 1 A & B).

La forte nuisance liée aux moustiques observée sur Europa semble due aux piqûres d'*Ae. fryeri*. En effet c'est la seule espèce obtenue lors des captures de moustiques adultes réalisées sur cette île du 30 mars au 29 mai 2008 (où plus de 300 moustiques ont été récoltés lors de 7 prélèvements sur homme de quelques minutes). Pour Juan-de-Nova, ces captures révèlent la présence combinée de deux espèces (*Ae. fryeri* et *Cx. sitiens*), avec toutefois plus de *Cx. sitiens*.

Discussion et conclusion

Il est à noter qu'aucune espèce culicidienne endémique de ces trois îles n'a pu être mise en évidence, que cela soit lors de ces récents échantillonnages ou lors des précédentes missions réalisées depuis le début du siècle. Néanmoins, cette présente étude a permis d'enrichir l'inventaire de la faune culicidienne par l'ajout d'un *Culex* (*Cx. sitiens*) qui est décrit pour la première fois sur l'île d'Europa et par la présence d'*Ae. albopictus* sur deux des îles. Contrairement à Grande Glorieuse où de nombreuses larves d'*Ae. albopictus* ont pu être dénombrées dans deux gîtes distincts, seule une larve a été trouvée à Juan-de-Nova. En raison de ce nombre, il serait intéressant de ré-échantillonner cette île en saison des pluies, afin de savoir si cette espèce a pu s'installer durablement. De même, des relevés entomologiques réguliers (tous les 2 ans par exemple) permettraient de suivre l'expansion éventuelle d'*Ae. albopictus* sur ces îles, qui semble envisageable uniquement si cette espèce s'adapte aux gîtes d'eau saumâtre présents et en abondance sur les îles. Il serait aussi intéressant de suivre l'évolution des populations de moustiques autochtones tels que *Ae. aegypti*, afin de vérifier si *Ae. albopictus* est réellement

capable de s'installer dans ces îles et supplanter *Ae. aegypti* comme observé dans certains pays du fait des interactions compétitives pouvant exister entre ces 2 espèces.

En sus de la description de ces espèces, nous confirmons la présence d'*Ae. dufouri* dans les chemins inondés d'eau très salée du centre-ouest de l'île avec des critères morphologiques au niveau larvaire très distincts (cf. clé de détermination des larves). En effet, la présence de cette espèce décrite en 1969 pour la première fois, avait été discutée par GIROD et LE GOFF en 2003.

Ces auteurs incriminaient également *Ae. fryeri* pour les nuisances causées sur Europa et *Cx. sitiens* pour celles survenant à Juan-de-Nova. Nos captures d'adultes l'ont confirmé même si à Juan-de-Nova, la nuisance peut également être causée par *Ae. fryeri* dont l'adulte est morphologiquement très similaire à *Cx. sitiens* à l'œil nu.

Risques, prophylaxie et recommandations

La présence de vecteurs d'arbovirus comme les virus dengue et chikungunya, et de vecteurs de *Plasmodium* notamment à Grande Glorieuse (8), démontre la réceptivité de ces îles à ces agents pathogènes. Néanmoins, ces milieux sont indemnes à ce jour de tels pathogènes. Ainsi, pour éviter une quelconque introduction de ces pathogènes, il serait important de réaliser une surveillance, en cas d'épidémie dans la zone de l'océan Indien, et surtout lors des relèves du détachement militaire sur ces îles. De même, une campagne de sensibilisation auprès des détachements en partance serait importante, afin de faire attention à toute fièvre suspecte et ainsi mettre sous moustiquaire les sujets suspects durant la durée de leurs virémies. Les mesures de désinsectisation des avions militaires effectuant des vols réguliers entre les aéroports de la zone sud-ouest de l'océan Indien et les îles Éparses sont donc fortement recommandées. Nous préconisons l'utilisation de spray adulticide (à base de deltaméthrine) au décollage à l'île de la Réunion et à chaque décollage de l'avion lors des différentes escales à Madagascar ou Mayotte. Il est également conseillé de limiter les gîtes péri-domestiques sur les îles, l'installation des Culicidés étant facilitée par la création de gîtes artificiels favorables à leur développement (photos 1 D, E & F) et à leur reproduction, comme c'est le cas pour *Ae. aegypti*, *Ae. albopictus* ou *Cx. quinquefasciatus*.

Peu de mesures de lutte pour la diminution des populations de Culicidés nuisants sont envisageables sur ces îlots, en raison de leur statut de réserve naturelle intégrale.

De plus, au vue de la typologie très spécifique des gîtes larvaires naturels, peu de traitements biologiques ou chimiques peuvent être préconisés. La lutte chimique classique étant interdite, des traitements larvicides par application de produits biologiques comme *Bacillus thuringiensis israelensis* (Bti) et la lutte mécanique restent envisageables. La lutte mécanique consistant à éviter les gîtes anthropiques, ainsi la fermeture hermétique des fûts de réserve d'eau, un entretien systématique des bacs de réserves de déchets de carburant ou le ramassage des récipients autour des camps et dans les décharges, permettraient de réduire de beaucoup les populations d'espèces culicidiennes d'eau douce comme *Ae. aegypti*, *Ae. albopictus* ou *Cx. quinquefasciatus*. Pour les espèces d'eau saumâtre générant de fortes nuisances sur les îles d'Europa et Juan-de-Nova telles que *Ae. fryeri* ou *Cx. sitiens*, l'utilisation du Bti serait une solution durant les fortes périodes de nuisance (en saison chaude et pluvieuse), afin de diminuer les populations, sans pour autant les éliminer. Néanmoins l'efficacité du Bti est fortement affectée par la présence de sel dans les eaux atteignant des concentrations de sel équivalentes et supérieures à 50 % (soit 17,5 g/kg) de celle des océans (14). Malheureusement, les eaux de développement d'*Ae. fryeri* ou

de *Cx. sitiens* sont des eaux de gîtes qui ont été retrouvées avec des concentrations en sel supérieures sur les îles de Juan-de-Nova et d'Europa. Toutefois, l'Entente interdépartementale pour la démoustication atlantique utilise depuis près de 20 ans différentes formulations de Bti, dont celle du Vectobac® WG (granulé dispersible) pour les applications anti-larvaires. Ces traitements sont utilisés pour les espèces halophiles de Camargue française avec succès, pour :

- *Aedes caspius* : teneur en sel des gîtes en moyenne de 10 g/l (variant toutefois de 0,01 à >35 g/l) ;
- *Aedes detritus* : jusqu'à 40 g/l ;
- les gîtes en bord de mer d'*Aedes mariae* : 35 g/l (communication personnelle, EID, LAGNEAU C).

Remerciements

Nous voulons remercier Monsieur le préfet des TAAF, Monsieur PERILLO, le directeur du cabinet du préfet ainsi qu'Amandine GEORGE chargée de communication aux TAAF, pour avoir accordé l'autorisation de réaliser ces missions. Ce travail a été financé par le projet ANR SEST entomochik. Un remerciement tout spécial à Fabien JEAN pour des observations et captures de moustiques lors de son séjour prolongé sur Europa.

Références bibliographiques

1. BENEDICT MQ, LEVINE RS, HAWLEY WA & LOUNIBOS LP – Spread of the Tiger: Global Risk of Invasion by the Mosquito *Aedes albopictus*. *Vector Borne Zoonotic Dis*, 2007, **7**, 76-85.
2. BRUNHES J – Faune entomologique de l'archipel des Comores. *Mémoires du Muséum d'histoire naturelle, Série A, Zoologie*, 1978, **109**, 246 pp.
3. DELATTE H, DEHECQ JS, THIRIA J, DOMERG C, PAUPY C & FONTENILLE D – Geographic distribution and developmental sites of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) during a Chikungunya epidemic event. *Vector Borne Zoonotic Dis*, 2008, **8**, 25-34.
4. DELATTE H, PAUPY C, DEHECQ JS, THIRIA J, FAILLOUX AB & FONTENILLE D – *Aedes albopictus*, vecteur des virus du chikungunya et de la dengue à la Réunion : biologie et contrôle. *Parasite*, 2008, **15**, 3-13.
5. EDWARDS FW – *Mosquitoes of the Ethiopian Region. III Culicine adults and pupae*. British Museum, 1941, 499 pp.
6. FONTENILLE D RODHAIN F – Biology and Distribution of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* in Madagascar. *J Am Mosq Control Assoc*, 1989, **5**, 219-225.
7. GIROD R – First record of *Aedes albopictus* in Mayotte Island, Comoros archipelago. *Parasite*, 2004, **11**, 74.
8. GIROD R & LE GOFF G – Inventaire actualisé des moustiques (Diptera: Culicidae) des îlots français de Europa, Juan-de-Nova et Grande Glorieuse (Canal du Mozambique, océan Indien). *Bull Soc Pathol Exot*, 2006, **99**, 122-128. [<http://www.pathexo.fr/pages/articles/2006/2006-T99-2/2858.html>]
9. HAMON J – Études biologique et systématique des Culicinae de l'île de La Réunion. *Mém Instit Scient Madagascar*, 1953, **4**, 521-541.
10. HAWLEY AH – The biology of *Aedes albopictus*. *J Am Mosq Control Assoc*, 1988, **4**, 2-39.
11. HOPKINS GHE – *Mosquitoes of the Ethiopian region. I. Larval bionomics of mosquitoes and taxonomy of culicinae larvae*. British Museum Natural History, London. Second edition: 1952, 355 pp.
12. JULVEZ J, RAGAVOODOO C, GOPAUL AR & MOUCHET J – Maladies humaines transmises par les Culicidés dans les îles du sud-ouest de l'océan Indien. *Bull Soc Pathol Exot*, 1998, **91**, 99-103. [<http://www.pathexo.fr/pages/bull-somm/1998-T91/1998-1.html>].
13. MCCLELLAND GAH – Variation in scale pattern of the abdominal tergum of *Aedes aegypti* (L.) Worldwide Survey of Populations with Particular Reference to East Africa. *World Health Organization*, 1968, WHO/VBC/71.271.
14. NAYAR JK, KNIGHT JW, ALI A, CARLSON DB & O'BRYAN PD – Laboratory evaluation of biotic and abiotic factors that may influence larvicidal activity of *Bacillus thuringiensis* serovar *israelensis* against two Florida mosquito species. *J Am Mosq Control Assoc*, 1999, **15**, 32-42.
15. REITER P, FONTENILLE D & PAUPY C – *Aedes albopictus* as an epidemic vector of chikungunya virus: another emerging problem? *Lancet Infect Dis*, 2006, **6**, 463-464.
16. RODHAIN F & BOUTONNIER A – Description d'un nouvel *Aedes* du sous-genre *Ochlerotatus* (Diptera: Culicidae) de Madagascar : *Aedes ambreensis* nova species et considérations générales sur les femelles du sous-genre *Ochlerotatus* dans la région afro-tropicale. *Bull Soc Pathol Exot*, 1983, **76**, 825-833.
17. VAZEILLE M, MOUTAILLER S, COUDRIER D, ROUSSEAU C, KHUN H et al. – Two Chikungunya Isolates from the Outbreak of La Reunion (Indian Ocean) Exhibit Different Patterns of Infection in the Mosquito, *Aedes albopictus*. *PLoS ONE*, 2007, **2**, e1168 DOI:10.1371/journal.pone.0001168.

